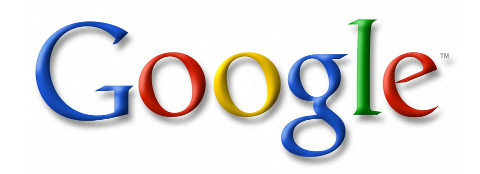


This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at http://books.google.com/



Google

ARC
0822
.b

Library of the Museum

OF

COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

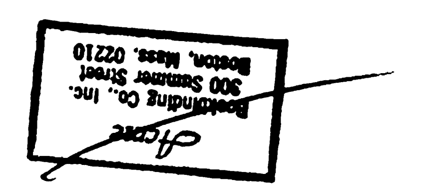
Founded by private subscription, in 1861.

Deposited by ALEX. AGASSIZ.

No. 7383

Mar. 8, 1889 - Jan. 11, 1890

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

ZAHLREICH

VERL

Digitized by Google

ARCHIV

FÜR

ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL u. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER, REICHERT u. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILH. HIS UND DR. WILH. BRAUNE,
PROFESSOREN DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,

UND

DR. EMIL DU BOIS-REYMOND,
PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT BERLIN.

JAHRGANG 1889.

ANATOMISCHE ABTHEILUNG.

LEIPZIG,
VERLAG VON VEIT & CO
1889.

Digitized by Google

ARCHIV

FÜR

ANATOMIE

UND

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

ANATOMISCHE ABTHEILUNG DES

ARCHIVES FÜR ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE,

ZUGLEICH FORTSETZUNG DER

ZEITSCHRIFT FÜR ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

26 Plates

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. JOH. v. GERLACH IN ERLANGEN, PROF. W. HENKE IN TÜBINGEN, PROF. V. HENSEN IN KIEL, PROF. J. KOLLMANN IN BASEL, PROF. C. KUPFFER IN MÜNCHEN, PROF. FR. MERKEL IN GÖTTINGEN, PROF. HERM. VON MEYER IN ZÜRICH, PROF. G. RETZIUS IN STOCKHOLM, PROF. NICOLAS RÜDINGER IN MÜNCHEN, PROF. G. SCHWALBE IN STRASSBURG, PROF. HERM. WELCKER IN HALLE

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILH. HIS UND DR. WILH. BRAUNE,

PROFESSOREN DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG.

JAHRGANG 1889.

MIT ZAHLREICHEN ABBILDUNGEN IM TEXT UND 26 TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1889.

Digitized by Google

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

Digitized by Google

Inhalt.

Digitized by Google

Digitized by Google

Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei.

Von

Dr. R. Bonnet,

Professor an der Centralthierarzneischule und Privatdocent an der Universität in München.

(Fortsetzung.)[1]

(Hierzu Taf. I—VI.)

2. Vom Auftreten der ersten Ursegmente bis zur Bildung der Extremitätenstummeln.

a. Vom Amnionverschluss bis zur äusserlich deutlichen Abgliederung der Allantois.

Wie schon bei XIX der ersten Abhandlung (1) erwähnt, beginnen die Eier vom 15. Tage nach der Begattung ab, während sich das Amnion schliesst, sehr innig mit den Kuppen der Uterincarunkeln sowie mit den Nischen und Faltenkämmen der Uterinschleimhaut zu verkleben. Ein intactes Auslösen derselben ist jetzt nur bei schonendster und sorgfältigster Praeparation möglich und die Geduld des Untersuchers wird bei derselben oft auf harte Proben gestellt.

Die Eilänge schwankt um diese Zeit im Extrem zwischen 34 und 60 ^{cm}, die grösste Breite der Eier zwischen 8 ^{mm} und 1·5 ^{cm}. Je kürzer der Längen- um so grösser ist der Regel nach der Querdurchmesser. Die ausserordentlich stark gefalteten Eier reichen jetzt fast ausnahmslos von der Spitze des einen Uterushornes bis in die des anderen. Verschlingungen des Eies in Gestalt von Schleifen um die Basis der Uterincarunkeln oder Divertikelbildungen an der serösen Hülle sind nicht selten. Die Eienden sind auch jetzt noch etwas kolbig aufgetrieben, glatter und praller, als das übrige Ei, das viel länger als die Uterinhöhle sich vielfach falten muss, um in derselben Platz zu finden.

[1] Vergl. *dies Archiv.* 1884. S. 170.

Digitized by Google

Ich wende mich, die Schilderung der Bildung der Eihäute im Zusammenhange für später aufsparend, zur Beschreibung der Embryonen des oben angeführten Entwickelungsstadiums.

Auch jetzt noch ist der frisch sehr durchsichtige Embryo nach Schlitzung der schwach diaphanen serösen Hülle nicht immer leicht zu finden und, da er meist nicht in der Mitte zwischen den beiden Eienden liegt, erfordert das glückliche Erspähen desselben in dem langen spindelförmigen Eischlauch oft grosse Geduld und Vorsicht. Es empfiehlt sich, ehe man an das Aufsuchen des Embryo geht, den eröffneten, mit den Schnittenden fest an die Unterlage angesteckten Tragsack mitsammt den Eiern etwa $^1/_2$ bis 1 Stunde lang ganz ruhig in der Picrin- oder Salpetersäurelösung liegen zu lassen. Hierdurch gewinnen das Ei und der Embryo eine gewisse Rigidität. Das Ei wird brüchiger und kann in Folge dessen leicht mit zwei spitzen Pincetten eröffnet werden, ohne dass der Embryo dabei den sonst nahezu unvermeidlichen Zerrungen ausgesetzt wird. Ausserdem fällt er nun durch seine Undurchsichtigkeit auf schwarzer Grundlage leichter in's Auge. An ein intactes Auslösen des ganzen Eies ist freilich bei dieser Methode nicht zu denken. Zu diesem Zwecke ist vielmehr nach der auf S. 185 der ersten Abhandlung gemachten Angabe zu verfahren.

Bei sämmtlichen Embryonen ist das Alter von der Zeit der einmaligen Begattung ab angegeben.

Nr. XX. 14 Tage $22^1/_2$ Stunden alt. Fig. 1, Taf. I.

Der 3 mm lange Embryo ist im Vergleich mit Nr. XIX auffallend schmal und in die Länge gestreckt, von exquisiter Schuhsohlenform, bei Seitenansicht sehr flach, kaum $^1/_2$ mm hoch. Die Gliederung in Stamm- und Parietalzone hat an Schärfe zugenommen. Letztere umrahmt mit Ausnahme des kegelförmigen Caudalendes die Stammzone als schmale glatte Leiste, bis zu deren peripherem Rand das Coelom an den Embryo heranreicht und das dorsal abgehende Amnion vom ventral abgehenden Dottersack trennt. Die Medullarfurche hat sich beträchtlich verengt und vertieft, und läuft cranialwärts in eine trichterförmige, enge, dem Verschluss nahe und von links her etwas eingebuchtete, somit asymmetrische, nach vorne noch weit offene Hirnplatte aus, deren vorderes Ende den cranialen Rand der Stammzone aber noch nicht erreicht. Im Bereiche der schmalsten Stelle der Stammzone sind 2 Paar Ursegmente abgegliedert. Hinter denselben erweitert und verflacht sich die Medullarrinne etwas und lässt in ihrem Grunde den in das kegelförmig verjüngte Caudalende auslaufenden Primitivstreifen erkennen. Die Primitivrinne und Hensen's Knoten sind bei Flächenbetrachtung nicht zu sehen, wohl aber markirt sich nach Färbung und Aufhellung des Objectes bei Untersuchung mit schwacher Ver-

Digitized by Google

grösserung der Primitivstreif im Gebiete der hinteren Region der Medullarrinne sehr deutlich.

Bei ventraler Betrachtung mündet die Darmrinne cranial in eine eben in Anlage begriffene Vorderdarmbucht; die Enddarmnische dagegen ist schon 1 mm tief, denn der Darmnabel beginnt sich zu verengen und führt durch einen etwa 1 mm langen, noch sehr weiten und ohne stricte Abgrenzung äusserlich sich in die Begrenzung der Vorder- und Hinterdarmbucht verlierenden Nabelblasenstiel in die lange zweihörnige Nabelblase.

Im Bereich der Ursegmente ist die dorsale Fläche des Embryo leicht eingebuchtet; die vor und hinter den Ursegmenten gelegenen Regionen desselben sind schwach um die Transversalaxe ventralwärts gebogen.

Ebensolche Verhältnisse zeigt ein zweiter Embryo, XX a.

Nr. XXI. 16 Tage 6 Stunden alt, aus einem 46·8 cm langen und 8 mm weiten Ei, an welchem beim Auslösen ein fast 1 cm langes und 5 mm breites Divertikel der serösen Hülle auffiel, das sich bis in das Ostium uterinum des Cervicalcanales hinzog und mit dessen Faltenrosette sehr innig verklebt war. Ich deute diese in Fig. 5, Taf. II, abgebildete Divertikelbildung als neuen Beweis für die Richtigkeit meiner schon früher (2) geäusserten Anschauung, dass das durch keine Decidua in seinem Wachsthum behinderte Ei der Wiederkäuer, möglicherweise das Ei der Indeciduaten überhaupt, hinwächst, wo es Raum und Nahrung findet. Der Dottersack zog sich in das Divertikel nicht hinein. Der Embryo liegt 9 mm vom Eingang in das Divertikel und charakterisirt sich, abgesehen von einer bedeutenderen Länge, er misst $3^1/_2$ mm, durch die kochlöffelförmige Modellirung seiner Stammzone in der Kopfregion. (Fig. 2, Taf. I.)

Die Gliederung der Stammzone ist auf 5 Paar Ursegmente fortgeschritten, deren vorletztes Paar, nach Lage und an Längsschnitten controllirt, auch nach Grösse und Entwickelung seines Kernes, etwa dem hinteren Paare von XX entspricht, während das vorderste sich dicht hinter den rundlichen Kopfplatten befindet. Es scheinen sich demnach mindestens zwei neue Paare v o r den in Fig. 1 abgebildeten Segmenten abgegliedert zu haben; im Uebrigen sind sämmtliche Segmente etwas grösser und deutlicher abgegrenzt als in Fig. 1.

Auch in diesem Embryo erreicht das vordere Ende der Medullarfurche den cranialen Rand der Stammzone noch nicht und ist, ohne die vorerwähnte Trichterform oder die Spur einer Gliederung in Hirn- und Rückenmarksregion zu zeigen, überhaupt noch weniger weit entwickelt als bei XX. Ich benutze gleich dieses Beispiel, um zu betonen, dass beim Schafe Schwankungen in der Ausbildung und Grösse des gesammten Körpers oder

Digitized by Google

nur gewisser Organe bei gleichalterigen[1] Embryonen ausserordentlich zahlreich und bedeutend sind. Oft zeigen relativ alte Embryonen bezüglich der Entwickelung des einen oder anderen Organes geradezu frappante Verzögerungen.

Im Gebiete zwischen je zwei Ursegmenten beginnen sich jetzt leichte Ausbuchtungen der Medullarrinne zu markiren. In dem hinter dem segmentirten mittleren Embryonalgebiete gelegenen Theile des Embryo gestalten sich die Verhältnisse wie bei XX. Nur ist das Caudalende stark verbreitert und das Ende der Stammzone weniger deutlich knospenförmig wie bei XX, Verhältnisse, die mit der jetzt schon sich bemerklich machenden Bildung der äusserlich freilich noch nicht selbständig abgegliederten Allantois in Zusammenhang stehen. Die Hinterdarmanlage hat sich (Fig. 3, Taf. I) nicht unwesentlich vertieft und beginnt Röhrenform anzunehmen. Der schon stark von der Nabelblase abgeschnürte Darmnabel misst 1^{mm} im sagittalen und knapp $^{1}/_{2}$ ^{mm} im transversalen Durchmesser, während der Leibesnabel, wie bei XX, noch sehr weit offen steht und eine Tendenz zu seiner Schliessung überhaupt nur sehr langsam und sehr spät erkennen lässt, ein Verhältniss, das im Hinblick auf die rasche Umbildung der Darmrinne zum geschlossenen Rohre sehr charakteristisch und frappant erscheint, umsomehr als ein Anlauf zur Abschnürung auch des Leibesnabels, wie die Abbildungen der Embryonalschilde in Fig. 36, 38, 39, 40 und 41, Taf. IX und X der ersten Abhandlung zeigen, schon sehr früh und ausgiebig gemacht wurde.

In der Parietalzone ist eine neue Bildung in Gestalt von zwei rechts und links das erste Ursegmentpaar flankirenden spindelförmigen Auftreibungen aufgetreten, die (Fig. 3, Taf. I) bei ventraler Betrachtung deutlicher als bei dorsaler sind und die Parietalzone im Bereiche der Vorderdarmbucht hufeisenförmig verdicken. Sie sind nichts anderes, als die in diesem Stadium äusserlich sichtbar werdenden Anlagen der Pleuropericardialhöhle.

Nr. XXII. Fast dieselbe Gliederung und Entwickelung zeigte ein zweiter, ebenfalls 16 Tage 6 Stunden alter Embryo, dessen Längsaxe etwas seitlich und nach rechts von der Längsaxe des Eies abwich. Der Embryo

[1] Diese Gleichalterigkeit ist in vielen Fällen gewiss nur eine scheinbare, da zur Messbestimmung des Embryos nur die von der Stunde des Begattungsactes bis zum Tode des Mutterthieres verflossene Zeit verwendet, aber nicht festgestellt werden konnte, wie lange nach der Begattung der Norm nach die Befruchtung geschieht, deren Eintritt schon im Hinblick auf die sehr verschiedene Länge der Eileiter gewissen Schwankungen unterliegen wird. Ausserdem liegt aber noch die Möglichkeit vor, dass bei zwei gleichzeitig befruchteten Eiern verschiedener Mutterschafe Differenzen in der Entwickelung durch das Alter des Mutterthieres (ob zum ersten Male oder schon mehrmals trächtig), den Ernährungszustand u. s. w. gegeben sein können.

Digitized by Google

ist etwas kürzer als der vorige, nach Härtung knapp 3 mm lang. Von Interesse ist namentlich seine Kopfregion wegen der etwas weiter gediehenen Hirngliederung. (Fig. 4, Taf. I.)

Vorderhirn-, Mittelhirn- und Hinterhirnanlage sind angedeutet, aber nicht, wie bei anderen Säugethierembryonen, in Gestalt von Ausbuchtungen der in Verschluss zum Rohre begriffenen Medullarfurche, sondern nur dadurch, dass die Ränder der durch die Dickenzunahme der Kopfplatten bedeutend vertieften und, wie die Querschnitte lehren, sehr engen, spaltförmigen, aber durchweg gleichweiten Hirnfurche im Gebiete zwischen dem Vorder-, Mittel- und Hinterhirne sich mehr genähert erscheinen, als im Bereich der ganzen übrigen noch offenen Medullarfurche. Der Vorderrand des trichterförmigen Vorderhirnes fällt jetzt mit dem cranialen Rande der Stammzone zusammen; die enge spindelförmige Mittelhirnanlage führt mit ihrer caudalen Spitze in die im Bereiche der beiden ersten Paare der 5 abgegliederten Ursegmente gelegene, das Hinterhirn markirende Ausbuchtung, hinter welcher sich die Rückenwülste in kleiner Ausdehnung genähert erscheinen, um dann im Bereiche der übrigen Segmente noch ziemlich weit zu klaffen, und im noch nicht segmentirten Gebiete, in den noch stärker als beim vorigen Embryo sich verbreiternden und zugleich flacheren Theil der Medullarfurche auszulaufen, unter welchem sich noch der Primitivstreif befindet. Das Caudalende dieses letzteren läuft in eine ziemlich gut modellirte, der Stammzone angehörige Knospe aus. Die seitlich vom Kopfe gelegenen spindelförmigen Pleuropericardialhöhlenschenkel sind etwas weiter als bei XXI entwickelt, stärker aufgetrieben und etwas nach vorwärts verschoben.

Bei ventraler Betrachtung springt die Parietalzone unter dem trichterförmigen Vorderhirn wie ein kleiner Kiel etwas vor.

Der Darmnabel ist $1^{3}/_{4}$ mm lang und $^{3}/_{4}$ mm breit. Sein Verhältniss zum Nabelblasenstiel erhellt aus Fig. 1, Taf. II, aus der zugleich erkannt werden mag, um wie viel weiter der Leibesnabel als der Darmnabel ist.

Nr. XXIII. Embryo aus einem 16 Tage 20 Stunden alten Ei.

Die Gerade zwischen Kopf- und Schweifende des fast halbkreisförmig um seine Transversalaxe ventral zusammengebogenen Embryo misst 3 mm; geradegestreckt würde derselbe etwa 5 mm lang, also beträchtlich grösser als die beiden vorigen sein.

Seine Gliederung deckt sich noch ziemlich mit der Entwickelungsstufe der beiden letzten Embryonen. Das Kopfende (Fig. 5, Taf. I) steht in seiner Entwickelung zwischen dem von XXI und XXII geschilderten Stadium; es zeigt noch die Kochlöffelform der ziemlich flachen, aber etwas verbreiterten Kopfplatten. Die noch durchweg offene Medullarrinne erreicht

Digitized by Google

mit einer leichten, der Vorderhirnanlage entsprechenden Ausbuchtung ihrer Lippen den cranialen Rand der Stammzone, ist aber noch seichter als bei XXII. Mittel- und Hinterhirngliederung ist noch nicht angedeutet.

Von den 6 Paar Segmenten liegt das vorderste etwas weiter caudal von der kochlöffelförmigen Partie der Kopfplatten, als bei XXI und XXII. Die caudale Grenze des sechsten Segmentpaares fällt in die Mitte des Embryonalleibes. Es sind also auch jedenfalls hinter dem zuerst angelegten Segmentpaare neue entstanden, doch konnte ich über die Reihenfolge des Auftretens der Segmente bei den verschiedenen Embryonen trotz vieler auf diesen Punkt verwandter Mühe nicht in's Klare kommen, und es scheint fast, dass dieselbe individuellen Schwankungen unterliegen kann. Eine summarische Bestimmung ist wegen der bei ein und derselben Schafrace durch die Inconstanz der Zahl der Schweifwirbel sehr schwankenden Zahl der Ursegmente ebenfalls unmöglich.

In einiger Entfernung hinter den letzten Ursegmenten divergiren die Ränder der Medullarrinne stärker als bei den früheren Embryonen bis zum nahezu völligen Verstreichen der Rinne. Am Caudalende der Stammzone fehlt ein deutlich modellirter Endwulst.

Die Anlagen der Pleuropericardialhöhle sind sehr deutlich, liegen aber etwas weiter caudal als bei XXII.

Nr. XXIII b. $16^1/_2$ Tage alt; maass nach Härtung $3^1/_2$ mm, zeigte die gleiche Zahl von Segmenten und entspricht dem vorigen in allen äusserlich wahrnehmbaren Details, ein Unterschied zwischen beiden ist, abgesehen von der Grösse, dadurch gegeben, dass dieser Embryo völlig gerade gestreckt war.

Nr. XXIV a. Dieser Embryo (Fig. 6, Taf. I) war für sein Alter von 15 Tagen und $7^1/_2$ Stunden auffallend weit entwickelt. Er misst nach Härtung in Salpetersäure knapp $4^1/_2$ mm, ist völlig gerade gestreckt und zeigt nur im segmentalen Gebiete die uns schon bekannte leichte dorsale Impression. Bezüglich seines Kopfendes schliesst er sich an XXI an, d. h. die Medullarfurche lässt im Gebiete der Kopfplatten eine deutliche Differenzirung in die verschiedenen Hirnabtheilungen noch nicht erkennen. Mit Ausnahme des in sieben Segmente zerlegten Mittelstückes, in deren Bereich die Medullarfurche fast zum Rohre geschlossen ist, klafft die Medullarrinne durchweg, ja sie ist im Kopftheil sogar auffallend seicht und flach.

Das Caudalende verhält sich wie bei XXI. Die Anlagen der Pleuropericardialhöhle sind beträchtlich schärfer modellirt als bei Embryo XXIII.

Bei ventraler Betrachtung fällt neben einer nicht unwesentlichen Vertiefung der Vorderdarmbucht das Zusammenrücken der beiden Pleuropericardialhöhlen gegen die ventrale Medianlinie und der fortschreitende Darmverschluss auf, der namentlich bezüglich der Umwandlung des Hinterdarmes

Digitized by Google

zum Rohre im Vergleich zu Fig. 3 von XXI beträchtliche Fortschritte gemacht hat. So wird der Darmnabel immer enger, die Insertion des Nabelblasenstieles am Darme immer circumscripter.

Im Gebiete des zum Rohre geschlossenen Hinterdarmes biegen sich nun allmählich die Ränder der Parietalzone rinnenförmig ventral zusammen und die zwischen dem Darmrohre und den Körperseitenplatten einspringende Cölomnische vertieft sich in dieser Region etwas. Verfolgt man den Hinterdarm in caudaler Richtung, so führt derselbe in eine kleine mondsichelförmige blasenartige Auftreibung, die mit ihren Hörnern in die Parietalzone hereinreichende auf ihrer Dorsalseite vom Amnion überzogene Allantois.

Nr. XXIV b. Embryo von 16 Tagen, inclusive der Allantois $4\frac{1}{2}$ mm, ohne dieselbe 4 mm lang. Nahezu vollständig gestreckt. An diesem Embryo (Fig. 7, Taf. I) fällt bei dorsaler Betrachtung auf, dass die Stammzone am Kopfe die Parietalzone cranialwärts überwachsen hat, und dass die Kopfplatten wesentlich an Dicke zugenommen haben. Die ganze vor dem Nabelblasenstiel gelegene Partie des Embryo ist durch Zunahme der Pleuropericardialhöhle im dorsoventralen Durchmesser verdickt und die dorsale Contourlinie fällt bei Seitenansicht von der Naht des Vorderhirnes gegen das fünfte Segmentpaar in steiler Flucht ab. Die hinter demselben gelegene Körperpartie hat die Form einer sehr flachen Halbrinne.

Bezüglich der Hirngliederung steht dieser Embryo auf der Stufe von XXII (Fig. 4). Man kann ein ausserordentlich kleines, einem geschlitzten Trichter ähnliches Vorderhirn, ein als leichte Ausbuchtung der Verschlussnaht erscheinendes Mittel- und ein ebenfalls kaum angedeutetes Hinterhirn unterscheiden. Erst hinter letzterem, im Bereiche der fünf, die Mitte des gegliederten Embryonaltheiles bildenden Segmente, ist die Medullarfurche zum Rohre geschlossen. Im Ganzen sind äusserlich in der Serie 10 Paar Segmente vorhanden, deren beide vorderste die Hinterhirnausbuchtung flankiren. Der caudale unsegmentirte Embryonaltheil zeigt die bekannten Verhältnisse.

Bei Embryo XXII schien der Verschluss der Medullarrinne sich, wie Fig. 4, Taf. I zeigt, vor und hinter der Mittelhirnanlage zuerst einzuleiten. Bei diesem, die gleiche Hirnentwickelung wie XXII zeigenden Embryo dagegen ist der Verschluss in dem Theile des Medullarrohres eingetreten, welches von den ältesten Segmenten flankirt wird. Dies scheint beim Schafe, wie auch XXIVa beweist, die Norm zu sein. Der Verschluss beginnt stets, nachdem etwa sieben Segmente angelegt sind, im Bereiche der ältesten Segmente zuerst, dann erst folgt das Hirn und die übrige Medullarfurche (vergl. auch XXV und XXVIa Fig. 10 u. 12).

Die bedeutend gewachsene, im transversalen Durchmesser 2 mm, im sagittalen $\frac{1}{2}$ mm haltende, an ihrem peripheren Rande in der Mitte leicht

Digitized by Google

eingekerbte Allantois ist unter dem Amnios herausgewachsen und bildet einen flachen, dorsoventral comprimirten, mondsichelförmigen Anhang am Caudalende des Embryo. Ihre Hörner beginnen die Parietalzone seitlich stark auszubuchten.

Durch die zunehmende Zusammenbiegung der Ränder der Körperseitenplatten ist dieser Embryo zu einer flachen Halbrinne geworden, deren den noch sehr weiten Leibesnabel bildende Ränder nach vorwärts (Fig. 8, Taf. I) die in den tiefen Vorderdarm führende Vorderdarmbucht umrahmen. Diese Gegend erscheint etwas aufgetrieben durch die Vereinigung der sehr weiten, jetzt das schlauchförmige Herz enthaltenden Pleuropericardialhöhlen.

Die beiden venösen Herzschenkel treiben die Ränder der vorderen Darmpforte ebenfalls leicht wulstförmig auf.

Der zunehmende Hinterdarmverschluss hat den Nabelblasenstiel bedeutend eingeengt. Die zwischen den Körperseitenplatten und dem Darme einspringende Cölomnische umgreift den Nabelblasenstiel als enge und tief einspringende Spalte in caudaler Richtung verbreitert und verseichtet sie sich gegen die Allantois zu mehr und mehr.

Nr. XXIV c. 4 mm langer Embryo von 16 Tagen und 2 Stunden, besitzt 10 Paar Ursegmente und deckt sich bezüglich seiner Gliederung mit dem vorhergehenden. Nur bezüglich seiner Hirnanlage ist derselbe weiter entwickelt. Diese Verhältnisse illustriert Fig. 9. Die im Bereich der Segmente in grosser Ausdehnung im Verschluss begriffenen Lippen der Medullarfurche zeigen auffallend starke intersegmentale Kerbungen.

b. Embryonen mit äusserlich deutlich abgegliederter Allantois.

α. Embryonen mit quer zur Längsaxe des Eies gestellter Allantois.

Gegen Ende des 16., spätestens zu Anfang des 17. Tages tritt die Allantois als äusserlich wohl abgegliederter, selbstständiger Embryonalanhang auf, nachdem, wie aus der gegebenen Schilderung erhellt, ihre Anlage viel früher Platz gegriffen hat, meist aber nur aus Schnittserien als solche erkennbar wird.

Alle Embryonen liegen noch mit der Längsaxe parallel zur Längsaxe des Eies.

Nr. XXV. Embryo von 17 Tagen und 6 Stunden. Fig. 10.

Der ganze 5 mm lange und 750 μ in maximo breite Embryo ist mit Ausnahme der jetzt auftretenden Scheitelbeuge noch gerade gestreckt. Alle drei Hirnanlagen klaffen noch und präsentiren sich als leichte Ausbuch-

Digitized by Google

tungen der nur in einem kleinen Gebiete des Vorderhirns in Verschluss begriffenen Medullarfurche.

Die schon von Bischoff mehrfach in seiner Arbeit über das Rehei betonte auffallende relative Kleinheit des Kopfes und der Hirnanlage gewinnt nach meinen am Schafe gemachten Erfahrungen Gültigkeit für die Wiederkäuer überhaupt (s. Figg. 1—17, Taf. I).

Die Medullarrinne ist im Bereiche der 12 äusserlich deutlichen Körpersegmente zum Rohre geschlossen, also wieder dem Verschlusse der Hirnanlagen vorausgeeilt. Vor dem ersten Segmente findet sich die caudale Begrenzung eines das Hinterhirn flankirenden, aber äusserlich nicht mehr deutlich in seiner Totalität abgegrenzten Segmentes.

Die intersegmentalen Kerben der Verschlussnaht des Medullarrohres von Fig. 9 haben sich verloren und letztere erscheint glatt. Das Gebiet der noch offenen Medullarfurche beträgt ca. $1^3/_4$ mm Länge und lässt nach Aufhellung des Objectes den kurzen, aber dicken Primitivstreifen erkennen. Bei ventraler Besichtigung (Fig. 11) fällt zunächst, flankirt von einer seichten, am Rande der Parietalzone auftretenden und die beginnende Modellirung der Visceralbogen andeutenden Kerbung, das in der sehr geräumigen, blasenförmigen Pleuropericardialhöhle gelegene, nun S förmig gebogene Herz auf, dessen venöse Schenkel den Rand der vorderen Darmpforte noch beträchtlicher als bei den vorhergehenden Embryonen auftreiben. Der Hinterdarm ist in einer Ausdehnung von $1^1/_2$ mm zum Rohre geschlossen. Der Nabelblasenstiel ist 2 mm in sagittaler Richtung weit, bis zur Insertion an der Nabelblase 4 mm lang. Die Weite des zum Rohre geschlossenen Darmes beträgt $^1/_2$ mm. In seiner Wand werden namentlich im Bereiche des Nabelblasenstieles schon bei schwacher Vergrösserung reichliche Gefässanlagen deutlich.

Der Leibesnabel klafft in einer Ausdehnung von 4 mm Länge und $^3/_4$ mm in die Quere zwischen seinem durch die Umschlagsstelle des Amnion gebildeten Wand und dem Darme. Das Cölom zeigt die schon bei Embryo XXIV b geschilderten Verhältnisse.

Die mondsichelförmige, nun pralle, blasenförmige Allantois misst 2 mm im transversalen und $^1/_2$ mm im sagittalen Durchmesser und gliedert sich mit ihren nach vorwärts gerichteten Spitzen vollständig ab. Das Amnion unterscheidet ihre dorsale Fläche noch theilweise. Bei ventraler Betrachtung erscheint die Allantois als quergestellte sichelförmige Ausbuchtung des embryonalen Hinterleibes, in welche der Darm hereinführt (Fig. 11).

Die drei nächsten Embryonen:

Nr. XXVI a von 16 Tagen und 20 Stunden (Fig. 12),

Nr. XXVI b von 17 Tagen und 5 Stunden, sowie

Digitized by Google

Nr. XXVII von 16 Tagen und 1 Stunde, stehen trotz ihrer nicht unbeträchtlichen Altersdifferenz so ziemlich auf einem Entwickelungsstadium und sollen deshalb zusammen abgehandelt werden.

Bei allen dreien fällt ausser der jetzt sehr scharf ausgeprägten Scheitelbeuge die beginnende Tendenz zur Spiraldrehung um die Längsaxe auf. Bei XXVIa (Fig. 12) nur durch eine kleine Einbuchtung des Caudalendes von links her, mit geringer Rotation des letzteren um die Längsaxe beginnend, ist sie bei XXVII schon zu einer completen Spiralwindung gediehen. Bei diesem Embryo ist zugleich das Bestreben, sich einzurollen, nicht nur durch stärkere ventrale Biegung des Caudalendes um die Transversalaxe, sondern auch durch die beginnende Nackenbeuge erkennbar. Bei allen drei Embryonen ist die Medullarrinne fast im ganzen Bereiche der 12 Segmente zum Rohre geschlossen, während die Hirnanlagen noch klaffen. Nur bei XXVIa greift der Verschluss auf das Hinterhirn über. Unter der Vorderhirnanlage bemerkt man bei ventraler Besichtigung eine eigenthümliche, schon bei XXV (Fig. 11) angedeutete, schnabelartige Verdickung der Parietalzone, die auch Bischoff bei Rehembryonen gesehen und abgebildet hat (3), und die wohl mit der Bildung des Stirnnasenfortsatzes in Beziehung gebracht werden darf. Alle drei Embryonen besitzen einen mit seinem distalen Ende gut abgegrenzten gefässhaltigen Visceralbogen, hinter dem ein zweiter sich zu modelliren beginnt. Von Visceralfurchen ist äusserlich noch nichts zu sehen.

Bei allen drei Embryonen wird der Darm von einer feinen Leiste, der nun auch bei äusserer Besichtigung deutlich werdenden Urnierenanlage, flankirt, die die sich nun mehr und mehr in der ursprünglich engen, den Darm und die Seitenplatten trennenden Cölomspalte hervordrängt.

Darm, Nabelblase und Allantois sind von reichlichen, aber noch kein rothes Blut enthaltenden Gefässen überzogen; auch das Herz enthält noch kein rothes Blut.

Die Anlagen der Gehör- und Gesichtsorgane fehlen noch. Speciellere Details sind aus nachstehender Tabelle ersichtlich;

	Embryonallänge ohne Allantois	Allantois im		Zahl der Segmente.	Darmrohrlänge	Nabelblasenstiel		
		transversalen Durchmessser	sagittalen Durchmesser			lang	weit in transversaler Richtung	weit in sagittaler Richtung
XXVI a	$4\frac{1}{2}$ mm	2 mm	$\frac{1}{2}$ mm	12 Paare	$1\frac{1}{2}$ mm	4 mm	$\frac{1}{2}$ mm	2 mm
XXVI b	5 „	$2\frac{1}{2}$ „	1 „	12 „	$1\frac{1}{2}$ „	5 „	$\frac{1}{2}$ „	3 „
XXVII	5 „	2 „	$1\frac{1}{2}$ „	12 „	2 „	3 „	$\frac{1}{2}$ „	$2\frac{1}{2}$ „

Digitized by Google

Der Leibesnabel klafft bei allen drei Embryonen in einer Ausdehnung von 4 mm in der Länge und 1 mm in der Breite.

Im Gebiete der noch etwa 1 mm lang offenen Medullarrinne verhält sich der Primitivstreif wie bei den vorigen Embryonen.

Nr. XXVIII. Embryo von 16 Tagen und 22 Stunden (Fig. 13).

Dieser Embryo misst wie die beiden vorhergehenden vom Scheitelhöcker bis zum Caudalende 5 mm, ist aber wegen der in Zunahme begriffenen Scheitel- und Nackenbeuge stärker ventral zusammengebogen und würde gerade gestreckt seine Vorgänger an Länge übertreffen. Die Längstorsion ist eine vollständige, sie bildet eine ganze Schraubenwindung.

Die $3^1/_2$ mm im transversalen und gut 1 mm im sagittalen Durchmesser haltende, prall gefüllte Allantois hat sich jetzt mit den Spitzen ihrer Hörner völlig frei abgegliedert.

Der Nabelblasenstiel ist $2^1/_2$ mm lang und 1 mm weit. Der Leibesnabel hält 4 mm in der Länge und 1 mm in der Breite. Der $^1/_2$ mm weite Darm ist in einer Ausdehnung von 3 mm zum Rohre umgewandelt; an seinen Seiten sind die nun deutlich spindelförmigen Wolff'schen Körper nicht mehr zu übersehen.

Der ganze Kopf ist auffallend klein, seitlich stark comprimirt und schmal. Hinter- und Mittelhirnanlage sind geschlossen, die Vorderhirnanlage klafft noch in geringer Ausdehnung vor der Scheitelbeuge. Die Augenblasen sind, wie aus der Serie ersichtlich, in erster Anlage begriffen, die Ohrgrübchen fehlen noch. Zwei Paar Visceralbogen sind mit ihren distalen Enden deutlich abgegrenzt, ein dritter ist in Bildung begriffen, auffallender Weise aber findet sich zwischen den Bogen äusserlich noch keine Spur von Visceralfurchen.

Im Bereiche der 14 — auf der Abbildung etwas zu gross gezeichneten — Segmentpaare ist das Medullarrohr geschlossen, unter der am Caudalende noch offenen Medullarfurche fällt der in einen kurzen aber dicken Endwulst auslaufende Primitivstreifen auf. Die Vorwölbung der Brustregion durch das in fortschreitender Gliederung begriffene Herz, dessen Vorhöfe sich gebildet haben, hat in dorsoventraler Richtung zugenommen.

Noch kein Gefäss enthält rothes Blut.

Nr. XXIX. Embryo von 16 Tagen und 21 Stunden in Salpetersäure gehärtet; nicht abgebildet.

Der Embryo ist weniger ventral gebogen wie der vorige, 6 mm lang. Seine Allantois misst 5 mm im transversalen und 2 mm im sagittalen Durchmesser und erscheint dadurch, dass sich das Gefässblatt derselben vom

Digitized by Google

Epithelblatte abzuheben beginnt, schon bei äusserlicher Untersuchung deutlich doppelblätterig.

Das Medullarrohr ist mit Ausnahme einer $^1/_2$ mm langen Stelle am Caudalende im Bereiche der 17 Segmentpaare geschlossen, ebenso die Hirnanlagen bis auf eine kleine Stelle am Vorderhirn. Die übrigen Verhältnisse entsprechen den beim vorigen Embryo geschilderten.

Nr. XXX. Embryo von 17 Tagen und 22 Stunden. Fig. 14.

Während das Amnion alle bisher geschilderten Embryonen sehr knapp umschloss, beginnt es nun unter zunehmender Ansammlung von Flüssigkeit mehr und mehr vom Embryo abgehoben zu werden, der sich unter steter Zunahme der Nackenbeuge immer mehr ventral zusammenrollt. Eine das Caudalende mit dem Scheidelhöcker verbindende Gerade misst 5 mm, die Transversalaxe in der Höhe des Herzens $1^1/_2$ mm.

Das Medullarrohr ist bis auf die bei XXIX erwähnten Stellen völlig geschlossen und wird von 19 Ursegmentpaaren flankirt. Die Allantois hing bei diesem Embryo als schlaffer, halbmondförmiger, knapp 6 mm im queren und 3 mm im sagittalen Durchmesser haltender Sack durch einen engen Stiel mit dem Embryo zusammen. Ihr Gefässreichthum hat beträchtlich zugenommen, ebenso die Abhebung ihres Gefässblattes vom Epithelblatte. Das rechte Ende der Allantois ist dorsal, das linke ventral umgeschlagen.

Die Gehörgrübchen sind jetzt in Anlage begriffen, die ausserordentlich kleinen primitiven Augenblasen haben, wie die Serie ergiebt, das Ectoderm erreicht. Zwei Paar Visceralbogen werden jederseits durch eine besser als bei den vorigen Embryonen modellirte, aber immer noch sehr kleine und seichte Visceralfurche getrennt. Ein drittes Bogenpaar ist in Anlage begriffen. Das Herz hat sich stärker zusammengekrümmt und die Gliederung in seine Unterabtheilungen vervollständigt. Unter demselben markirt sich die Leberanlage als deutlicher Wulst. Der Darm ist in einer Ausdehnung von $3^1/_2$ mm zum Rohre geschlosssen. Der Nabelstiel ist 5 mm lang und 2 mm im sagittalen Durchmesser weit. Der in allmählicher Verengerung begriffene $3^1/_2$ mm lange und 1 mm breite Leibesnabel gewährt noch einen ausgiebigen Einblick auf den von den Wolff'schen Körpern flankirten Darm.

An einzelnen Stellen der Darmnabelblasen- und Allantoisgefässe tritt in Gestalt kleiner rother Flecken die erste Blutbildung auf; das Herz aber und die im Embryo selbst verlaufenden Gefässe enthalten noch kein rothes Blut.

Nr. XXXI. Embryo von 17 Tagen 23 Stunden.

Dieser Embryo, weniger gebogen als XXX, zeigt auffallender Weise keine Spur einer Längstorsion; er misst vom Scheitel bis zum Caudalende 7 mm und entspricht dem Stadium, das Coste (4) aus einem Ei von 17 bis

Digitized by Google

18 Tagen hat abbilden lassen. Seine Gliederung deckt sich mit dem vorigen. Die beiden Blätter der im transversalen Durchmesser 1·4 ^{cm}, im sagittalen 3 ^{mm} messenden und prall gefüllten Allantois stehen $^1/_2$ ^{mm} von einander ab. Erst jetzt enthalten die in der seitlichen Amnioswurzel im Rande des Körpernabels verlaufenden Nabelvenen rothes Blut. Die Fig. 15 zeigt die Ventralansicht dieses Embryo.

β. Embryonen, deren Allantois parallel zur Längsaxe des Eies liegt.

Während des weiteren Wachsthums verliert die Allantois allmählich ihre mondsichelförmige Krümmung, ihre Spitzen runden sich mehr und mehr ab und die zunehmende Füllung mit Flüssigkeit verwandelt sie in eine glatte, etwa wurstförmige Blase, die mit dem Darme des Embryo durch einen engen Stiel zusammenhängt. Sobald die Enden der Allantois die Innenfläche der serösen Hülle erreicht haben, gleiten sie an derselben entlang und die Allantois stellt sich jetzt mit ihrer ursprünglichen Transversalaxe parallel zur Längsaxe des Eies, wächst nun sehr rasch gegen die Eienden zu und glättet durch ihre pralle Füllung die zahllosen Fältchen der serösen Hülle etwas aus. Die Fig. 4, Taf. II, illustrirt diese Verhältnisse. Eine eigentliche Verwachsung des Gefässblattes der Allantois mit der serösen Hülle findet aber erst um den 30. Tag statt. Während dieser Vorgänge wird die zu einem engen Schlauche oder feinen Faden reducirte Nabelblase zwischen seröser Hülle und Allantois eingeklemmt und in eine seichte Längsrinne der Allantois aufgenommen, um nun mit deren Oberfläche mehr oder weniger fest zu verwachsen. Inzwischen hat sich auch die Lösung des durch einen wechselnd langen Amniosnabelstrang an der serösen Hülle befestigten Amnions vollzogen und der Embryo verlässt jetzt, indem er sich mehr und mehr zusammenkrümmt, seine ursprüngliche Stellung parallel zur Längsaxe des Eies und liegt nun, indem er sich mit seiner linken Körperfläche der Allantoisoberfläche anschmiegt, in eine Art Grube derselben. Etwa um den 21. Tag nach der Begattung ist der mehr oder weniger zusammengebogene Embryo mit seiner Längsaxe quer zur Längsaxe des Eies gestellt. Mit zunehmender Aufbiegung stellt er sich dann definitiv wieder parallel zur Längsaxe des Eies ein, eine Orientirung, die er bis zur Geburt beibehält. Der Embryo liegt demnach ursprünglich parallel zur Längsaxe des Eies, dann während seiner Einrollung quer und schliesslich, nachdem er sich wieder aufgerollt hat, abermals parallel zur Längsaxe des Eies, gewöhnlich mit cervicalwärts gelegenem Kopfe.

Nr. XXXII a u. XXXII b. Zwillinge aus zwei 18 Tage 6 Stunden nach der Begattung erhaltenen Eiern, deren seröse Hüllen an den sich berüh-

Digitized by Google

renden Enden auf eine Strecke von 6 cm in einander eingestülpt und verklebt, aber noch nicht verwachsen waren. Sie liessen sich vielmehr noch leicht auseinanderlösen. Beide Eier maassen zusammen vom freien Ende des einen bis zum freien Ende des anderen 35 cm und waren in maximo 1·5 cm weit. Die Kürze der Eier ist eine im Vergleiche zur Länge einzelner Eier in diesem Stadium auffallende, sie betrug beim einen 15, beim anderen 17 cm. Wahrscheinlich behindern sich die bald einander mit den Spitzen berührenden Eier einigermaassen in der sonst normalen Längenentwickelung.

Die 6 mm lange linke Frucht (XXXII a, Fig. 16) ist wenig um ihre Längsaxe, stärker, vor allem durch Zunahme der Nackenbeuge, um die Queraxe gebogen. Vor dem Caudalende fällt bei dorsaler Betrachtung eine ziemlich tiefe dorsoventrale Einbuchtung auf, durch welche der $^1/_2$ mm weite Darm und die jetzt stark entwickelten Wolff'schen Körper durch den 3 mm langen und $1^1/_2$ mm breiten Leibesnabel stark hervorgebogen werden Der Darmnabel hat sich beträchtlich verengt. Der 5 mm lange Nabelblasenstiel schlägt sich von rechts her über den Rücken des Embryos zur stark reducirten Nabelblase. Die nun in ziemlich scharfer Knickung über den caudalen Rand des Leibesnabels heraushängende Allantois misst 7 mm in der Weite, 3 cm in der Länge.

An dem immer noch auffallend kleinen Kopfe hat sich die Hirngliederung durch die beginnende Abgrenzung des Grosshirnes vom Zwischenhirne und der Scheidung des Hinterhirnes in Klein- und Nachhirn vervollkommnet. Die Augenblasen und die Gehörgrübchen sind jetzt schon bei Lupenbetrachtung erkennbar. Die ganze Hirnanlage und das Medullarrohr sind geschlossen. 22 Paar Segmente sind abgegrenzt.

Das stark zusammengebogene Herz liegt jetzt vollkommen quer, die Gliederung in Kammern und Vorkammern markirt sich sehr scharf, es enthält jetzt, wie alle Gefässe, rothes Blut. Unter dem Herzen ist der Leberwulst angedeutet, doch ist ein Einblick in die feinere Modellirung dieser Gegend, da die Entfernung des Amnion auch bei grösster Vorsicht den Embryo zu gefährden droht, bei äusserer Besichtigung nicht zu gewinnen.

Drei, durch zwei enge, aber, wie die Serie ergiebt, penetrirende Spalten getrennte Visceralbogen, deren erster schon einen Oberkieferfortsatz erkennen lässt, sind deutlich. Jede Spur einer Extremitätenanlage fehlt noch. Dagegen läuft jetzt das Caudalende in eine gut modellirte Schwanzanlage aus.

Die rechte Frucht (XXXII b, Fig. 17) ist bedeutend stärker ventral und um ihre Längsaxe zusammengebogen. Das Bestreben des Embryo, sich einzurollen und mit der linken Seite der Allantoisoberfläche anzu-

Digitized by Google

schmiegen, ist unverkennbar, während sich zugleich der Embryo, wie der vorige, quer zur Längsaxe des Eies stellt. Die Maximaldistanz zwischen Scheitelhöcker und Leibesende beträgt gut 3 mm; aufgebogen würde dieser Embryo etwa 6 mm lang sein.

Am Amnion ist im Gegensatz zu allen bisher abgehandelten Embryonen keine Spur eines Amniosnabelstranges mehr zu finden. Die Art und Weise, wie derselbe schwindet, wird gelegentlich der Eihautschilderung besprochen werden.

Die Allantois ist 2 cm lang und $^1/_2$ cm weit. Im Uebrigen stimmt die Entwickelung des Embryos mit der des vorhergehenden, nur das Medullarrohr ist noch am Caudalende in Gestalt einer kleinen Spalte offen und ebenso klafft noch eine kleine Stelle im Bereich des Vorder- und Mittelhirnes. Es sind 23 Segmentpaare abgegliedert.

Nr. XXXIII a. Embryo von 20 Tagen.

Das Amnion umhüllt den Embryo weniger dicht und enthält eine beträchtliche Menge Flüssigkeit. Die Allantois ist 14·2 cm lang und 1·2 cm breit. Der Körpernabel ist geschlossen. Der 1·5 cm lange und 1·5 mm stark gegen das Hinterende des Embryos gerückte Nabelstrang erhält vom Amnion in einer Ausdehnung von etwa 1 cm eine glatte Scheide. Die Gefässe der Nabelblase sind nur noch $3^1/_2$ cm über den Nabelstrang hinaus bluthaltig, von dort ab sind sie auf der ganzen Nabelblase in Obliteration begriffen.

Der Embryo (Fig. 18) ist sehr stark zusammengerollt und misst von der Nackenbeuge bis zu dem in der Höhe der hinteren Extremitäten gelegenen Sacralhöcker 6 mm. Die Torsion um die Längsaxe ist eine unbedeutende und die Sagittalebene würde den Embryo, mit Ausnahme des hinter der Schwanzbeuge gelegenen Schweifendes, nahezu in symmetrische Hälften theilen.

Am Kopfe ist die Hirngliederung in Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittel-, Hinter- und Nachhirn vollendet, die Augenblasen sind sehr deutlich. Auch die Nasengruben sind jetzt angelegt. Von den vier Paar Visceralbogen überragen die ersten beiden Paare die beiden hinteren Paare im transversalen Durchmesser des Kopfes beträchtlich. Der erste Visceralbogen hat einen starken Oberkieferfortsatz gebildet. Ueber seiner Wurzel markirt sich das wulstförmige Ganglion Gasseri. Zwischen dem ersten und zweiten Bogenpaare beginnt die Anlage des äusseren Ohres in Gestalt einer senkrecht auf der Längsaxe der ersten Visceralspalte stehenden Rinne. Das Gehörgrübchen hat sich vertieft und ist dem Verschlusse nahe. Die von Froriep (5) als Kopfnickerwulst und Schulterzungenleiste bezeichneten Bildungen modelliren sich sehr scharf, desgleichen die Wolff'sche Leiste mit den stummelförmigen Anlagen der vorderen und hinteren Extremitäten.

Digitized by Google

Die Stammzone ist in 37 Segmentpaare gegliedert und läuft in einen 1 mm langen, noch wenig gebogenen Schweif aus.

Durch die dünnen Bauchdecken schimmern die grossen Urnieren, das Herz, die Leber und die Dünndarmschlingen durch.

In allen Stücken diesem gleichentwickelt war der nicht abgebildete Embryo XXXIII b von unbestimmtem Alter.

Die Eihäute.

Das Eierstocksei des Schafes nimmt nach seiner Lösung aus dem Ovarialfollikel nur die Zona pellucida mit den ihr aufsitzenden und bald abfallenden gelockerten Zellen der Corona radiata als primäre accessorische Hülle in den Eileiter hinüber. Eine von einzelnen Autoren für das Ovarialei angenommene, vom Eie selbst ausgeschiedene Dotterhaut existirt nach meinen, auf zahlreiche Eier in verschiedenen Stadien ihres ovarialen Lebens ausgedehnten Untersuchungen weder beim Schafe noch sonst am Eie eines Haussäugethieres.

Ebenso wenig erhält nach den zuverlässigen Angaben v. Baer's und Bischoff's das den Eileiter passirende Ei des Schafes oder Rehes eine weitere accessorische Hülle, wie sie etwa in Gestalt einer Gallertschichte um das Eileiterei des Kaninchens und gewisser Beutler bekannt ist.

Dagegen wurde von verschiedenen Autoren die vorübergehende Existenz einer structurlosen, vom Uterus auf die Oberfläche des Schafeies ausgeschiedenen und nachträglich erhärtenden Membran verfochten. Es handelt sich aber hier, wie weiter unten gezeigt werden soll, keineswegs um eine accessorische Hülle nach Art einer Decidua. Das Ei des Schafes bewahrt seinen indeciduaten Typus rein und ohne jegliche Trübung.

Das abgefurchte Ei des Schafes liegt, wie schon in der ersten Abhandlung gezeigt wurde, zur Zeit der Anlage des Embryonalschildes — am 13. Tage nach der Begattung — als zweiblättriges, vielfach gefaltetes Bläschen (Fig. 1, Taf. VI und Fig. 2, Taf. IX meiner ersten Abhandlung [1]) nackt und frei in der Uterinhöhle. Die Zona pellucida ist, wie ich mit voller Sicherheit im Gegensatze zu Coste (6) behaupten kann, nicht mehr vorhanden. Auch am Rehei schwindet, wie aus v. Bischoff's (7) Schilderung und Abbildung eines auf der fraglichen Entwickelungsstufe befindlichen Eies erhellt, die Zona pellucida sehr früh. Dieselbe hat demgemäss beim Wiederkäuer nur eine kurze, vorübergehende Existenz und kommt bei weiterer Entwickelung der Eihüllen gar nicht mehr in Betracht. Ihre provisorische Rolle als Schutzorgan, welches die Merocyten so lange zusammenhält, bis der nöthige Zellkitt sie nach Annahme epithelialer Formen genügend verbindet, ist sehr bald ausgespielt.

Digitized by Google

In der nächsten Zeit, vom 13. bis 15. Tage, wachsen nun die Eier ausserordentlich rasch in die Länge und erreichen etwa um den 18. Tag die Länge von 50—60 ^{cm}, die dann im Verlaufe des ersten Monates nur ausnahmsweise überschritten wird. Dieses enorm rasche Auswachsen verträgt sich nicht mit der Persistenz der Zona pellucida, die dadurch in excessivster Weise gedehnt werden oder zerreissen müsste. Während des Auswachsens schnürt sich der Embryonalschild in der beschriebenen Weise auffallend stark von der nun spindel- oder schlauchförmigen Keimblase ab und gewinnt ihr gegenüber eine gewisse Selbständigkeit. Um den Schild markirt sich die als Mesoblasthof bezeichnete spindelförmige elliptische Trübung; im Schilde tritt ebenfalls Mesoblast auf, es differenzirt sich Primitivstreif, Primitivrinne, Hensen'scher Knoten (Figg. 6, 8, 14, 15, 36, 38, 39, 40 und 41 der ersten Abhandlung).

Durch die Mesoblastproduction wird jetzt die ursprünglich nur aus den beiden primären Keimschichten bestehende Keimblase im Bereiche des Schildes und seiner nächsten Umgebung dreischichtig (Fig. 2, Taf. VI). Ehe aber der Mesoblast noch ein continuirliches Stratum darstellt, beginnen die Zellen im Bereiche des Mesoblasthofes in der ganzen Peripherie des Schildrandes Lücken zu begrenzen, die allmählich zu einer ringförmig den Embryo umgebenden, im Mesoblast gelegenen Höhle zu confluiren, die, da sie noch nicht in den Embryonalleib hereinreicht, als Keimblasencölom zu bezeichnen ist. Während nun theils durch selbstständige Zellvermehrung, theils durch periphere Ausbreitung des Mesenchyms vom Primitivstreifen, durch centripetale Ausbreitung der Zellen vom Mesoblasthof her, allmählich die mittlere Keimschicht eine continuirliche wird, werden die das Keimblasencölom umgebenden Mesenchymzellen unter Annahme epithelialer Eigenschaften zur Begrenzung desselben verwendet. Die proximale Cölomspalte fällt noch allenthalben mit dem Schildrande zusammen, die periphere dagegen rückt über die schlauchförmige Keimblase sowohl ihrer Länge als ihrer Quere nach weiter und führt so zur Scheidung des parietalen Mesoblasts von dem auf dem Dottersacke liegen bleibenden visceralen Mesoblast (Fig. 2, 3, 4, Taf. VI). Auch in dorsoventraler Richtung nimmt die Geräumigkeit des Keimblasencöloms dadurch zu, dass sein aus Ectoblast und parietalem Mesoblast bestehendes Dach sich in Gestalt einer wallartigen, von dem Embryonalschilde nur durch eine ringförmige, schmale Furche getrennten Falte emporwölbt, deren periphere Grenze mit der peripheren Cölomgrenze zusammenfällt (Fig. 2, 3 und 4, Taf. VI; Figg. 36, 38, 39, 40 und 41 der ersten Abhandlung). Die erwähnten Falten sind die am Schafei schon sehr früh auftretenden Amniosfalten, welche dann in bekannter Weise, aber, ohne dass man Kopf-Schwanz- und Seitenfalten stricte unterscheiden kann (s. Figg. 36, 38, 39,

Digitized by Google

40, 41, 51 der ersten Abhandl.), den Schild überwachsen und sich schliesslich mit ihren Rändern an einer ringförmigen Stelle (Fig. 52 der ersten Abhandlung) über dem Rücken des Embryo berühren. Die rundliche Verschlussstelle der Amniosfalten, der Amniosnabel, findet sich bald näher dem Kopf-, bald näher dem Schweifende des Embryo (Fig 52, Taf. XI der ersten Abhandlung und Figg. 5, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 14 und 16, Taf. I dieser Abhandlung) und ist noch vor der Bildung der Ursegmente am 15. bis 16. Tage stets gebildet. Die Abundanz des Bildungsmateriales, welche das sich entwickelnde Schafei charakterisirt, spricht sich auch vielfach beim Amniosverschluss in Gestalt excessivster secundärer Faltenbildung an den eigentlichen Amniosfalten aus, und es ist geradezu frappant, wie schliesslich trotz des Faltengewirres — Faltung durch technische Eingriffe ist absolut auszuschliessen — doch noch reguläre Bildungen zu Stande kommen. Nach Verschluss des Amniosnabels hilft natürlich die nun sich ansammelnde Amniosflüssigkeit sehr rasch das Amnion glätten.

Querschnitte durch Eier dieses Stadiums zeigen die durch die Zunahme des Keimblasencöloms abgespaltete seröse Hülle v. Baer's, die jetzt die äussere Eihaut bildet und die man als amniogenes Chorion (Fig. 5, Taf. VI) bezeichnen kann, um den einheitlichen Namen „Chorion“ für die jeweilige äusserste Eihaut zu haben. Obige Bezeichnung berücksichtigt nicht nur die periphere Lage, sondern auch die vom Amniosverschluss abhängige Entstehung dieser Eihülle. Turner hat sie subzonale Membran genannt, ein Name, der nur dann richtig ist, wenn zur Zeit ihrer Bildung die Zona pellucida wirklich noch vorhanden ist. Dies ist aber beim Schafe und, soweit ich sehe, auch bei anderen Säugethieren (Schwein, Katze) nicht der Fall, da die Zona noch vor Bildung der amniogenen Membran aufgelöst worden ist. Als gleichsinnig mit der Bezeichnung „amniogenes Chorion“ habe ich auch von „Primitivchorion“ gesprochen (8). Hiergegen hat Selenka aus vergleichend embryologischen Gründen Einsprache erhoben (9), deren Berechtigung ich gerne anerkenne. Die Aufstellung einer einheitlichen, durchweg brauchbaren Nomenclatur für die jeweiligen Eihüllen der verschiedenen Säuger ist nicht nur im Interesse gegenseitiger Verständigung, sondern auch für den Unterricht ein dringendes Postulat geworden und ich acceptire einstweilen — eine definitive Nomenclatur auf Grund der vergleichenden Entwickelungsgeschichte dürfte zur Zeit noch kaum möglich sein — die von Selenka vorgeschlagenen Bezeichnungen, ohne die provisorischen Eihüllen (Corona radiata der Granulosa, Zona pellucida, Dotterhaut (?), Gallertschicht, Granulosamembran, Rauber'sche Deckschicht) weiter zu berücksichtigen. Das amniogene Chorion hängt durch eine anfänglich sehr kurze (Fig. 52 der ersten Abhandlung), später auffallend lange, zuerst trichter-, dann schlauchförmige Verbindung mit dem nun geschlossenen

Digitized by Google

Amnios zusammen. Man kann von einem veritablen, etwa vom 16. bis 18. Tage bestehenden Amniosnabelstrang reden, der zuerst röhrenförmig, dann aber mit zahlreichen soliden knotigen Auftreibungen versehen ist (Figg. 5, 7, 9, 10, 12, 13, 14, 16, Taf. I dieser Abhandlung). Ich fand denselben im Extrem über 1 cm lang, gewöhnlich schwankt seine Länge zwischen 5—9 mm. Derselbe löst sich in der Regel im Verlaufe des 18. Tages, spätestens zu Anfang des 19. Tages mit seinem peripheren Ende vom amniogenen Charion ab und schwindet allmählich ganz. Die Stelle des Amniosnabels ist dann gar nicht mehr aufzufinden. Je länger der Amniosnabelstrang, um so vielfacher erscheint er geknickt, da er dann meist viel länger ist, als der directe Abstand seiner beiden Insertionsstellen am Amnion und dem amniogenen Chorion. Die mikroskopische Untersuchung seiner Verdickungen ergiebt, dass dieselben aus Inseln eines nun nicht mehr continuirlichen Epithellagers bestehen, deren rege Zellvermehrung durch zahlreiche Mitosen erhärtet wird (Fig. 2 Taf. II). Da später keine Spur eines Amniosnabelstranges mehr zu finden ist, derselbe vielmehr bei der allmählich zunehmenden Blähung des Amnios in dieses einbezogen wird, so scheinen die erwähnten Epithelinseln zur Completirung des Amniosepithels verwendet zu werden.

Das Amnios umhüllt den Embryo vor dem 16. Tage noch sehr dicht und besteht durchweg — einen proamniotischen nur aus Ectoblast und Entoblast bestehender Streifen, wie ihn van Beneden beim Kaninchen schildert, finde ich beim Schafe nicht — aus einer inneren Epithellage und dem parietalen Mesoblast. Letztere Lage zeigt namentlich in der Umschlagsstelle des Amnion eine ganze Reihe von an Gefässquerschnitten erinnernden Lücken, die sich nach Bildung und Anordnung genau so verhalten, wie die vom visceralen Mesoblast auf dem Dottersack gebildeten Lücken, die sich später wirklich zu Blutgefässen umbilden. (Siehe die Figg. 53, 54, 55, Taf. XI der ersten Abhandlung.) Diese auf der Aussenfläche des Amnios bei Flächenbetrachtung als anastomosirende Canälchen erscheinenden Bildungen müssen als Gefässanlagen gedeutet werden, in denen es aber niemals zur Blutbildung kommt, sondern die später unter der zunehmenden Bildung von Gallertgewebe wieder obliteriren. Eigene blutführende Gefässe besitzt das Amnion zu keiner Zeit seiner Existenz.

In den mittleren und späteren Entwickelungsstadien findet man namentlich an der der Bauchfläche des Embryo zugekehrten Region des Amnios massenhafte linsenförmige flache Verdickungen des Amniosepithels von weisser oder gelblicher Farbe und käsiger Consistenz, welche Claude Bernard seinerzeit irrthümlicher Weise als Bildungsstätten des Leberzuckers auffasste, eine Meinung, die jetzt wohl als widerlegt angesehen werden darf. Ich kann weder über die Entstehung noch Bedeutung dieser Epithelinseln genauere Aufschlüsse geben, da ihre Untersuchuug von meinen

Digitized by Google

Aufgaben zu weit abgeführt hätte. Ventral von der Amnioswurzel, gebildet aus dem ursprünglichen Keimblasenentoblast und seinem Ueberzuge von visceralem Mesoblast, geht der Dottersack oder die Nabelblase in den Rand der Darmrinne über, während vor und hinter demselben schon Vorder- und Hinterdarm zu Röhren umgebildet sind. (Fig. 1, Taf. II.)

Die Art und Weise der Nabelblasenbildung erhellt aus der Art der peripheren Cölomausbreitung. Die Nabelblase muss (Figg. 4 und 5, Taf. VI) entsprechend der Schlauchform der Keimblase einen langen zweihörnigen Schlauch bilden, der bis in die Eispitzen reichend mit dem Darme des Embryo durch einen ursprünglich kurzen Nabelblasenstiel, mit dem amniogenen Chorion aber nur auf der Gegenpolseite des Embryo so lange zusammenhängt, bis dieser Zusammenhang durch die fortschreitende Cölombildung im Verlaufe des 17. Tages ebenfalls gelöst und das amniogene Chorion in seiner ganzen Totalität von Embryo und Nabelblase abgehoben wird. (Fig. 5, Taf. VI.)

Der Zusammenhang der Nabelblase mit dem amniogenen Chorion ist der Grund, warum der Embryo nach Bildung des Amniosverschlusses so tief in die Chorionhöhle zu liegen kommt. Später liegt das Nabelbläschen meist frei in der Höhle des amniogenen Chorions, von ihm getrennt durch das geräumige Cölom Fig. 14, Taf. I). In seltenen Fällen kann die Nabelblase, wie dies schon v. Bischoff vom Rehei abbildet, länger als das Primitivchorion sein, sie ist dann nach ihrer Ablösung von letzterem noch in die Länge gewachsen und liegt verschlungen in diesem. Kurz nach der völligen Lösung der Nabelblase vom amniogenen Chorion beginnt der Regel nach schon ihre Rückbildung und zwar sowohl bezüglich ihrer Weite als auch ihrer Dicke.

Niemals durchwächst die Nabelblase, wie Coste (10) fälschlich angiebt, die Eienden.

Der ursprünglich kurze aber weite Nabelblasenstiel nimmt bis zum 17. Tage nicht unwesentlich an Länge zu und kann bis 4 ^{mm} lang und 2 ^{mm} weit werden. (Siehe die Figg. 1, 11, 13, 14, 15, sowie Fig. 1, Taf. II.)

Vom Ende des 15. Tages ab erkennt man auf der Nabelblase die ersten Gefässanlagen, aber erst vom 18. Tage ab circulirt in denselben rothes Blut, nachdem sie also ca. 3 Tage als nur mit Serum gefüllte Röhren functionirten. Die erste Blutbildung tritt in der Umgebung des Nabelblasenstiels auf der Nabelblase auf und bedingt hier ein fleckig röthliches Aussehen. Eine scharfe Begrenzung des Gefässhofes durch einen Sinus terminalis habe ich beim Schafe ebensowenig finden können, als v. Bischoff beim Reh. Der Gefässhof rückt vielmehr mit diffuser peripherer Grenze über die Oberfläche der Nabelblase, ohne aber eine nennenswerthe Entwickelung zu erfahren, weiter, während die Blutbildung embryonalwärts

Digitized by Google

deutlich auf dem Nabelblasenstiel und zunächst noch spärlich in den zahlreichen Gefässen des Darmes zu verfolgen ist, ohne dass jedoch die grossen Gefässe im Embryo selbst zu dieser Zeit rothe Blutzellen enthalten.

Vom 19. Tage ab nimmt nun in der Regel die Rückbildung der Nabelblase ausserordentlich rasch zu, der Nabelblasenstiel verengt sich, seine Lichtung verschwindet und die Enden der Nabelblase schrumpfen rasch ein. So wird dieselbe zu einem dünnen weisslichen Strang, der am 22. Tage noch bis in die Enden des amniogenen Chorions reichen kann und dessen der Länge nach gefalltete Wände sich aneinanderlegen und einen soliden Epithelpfropf umscheiden. Nur der dem Nabelblasenstiele zunächst gelegene mittlere Theil der Nabelblase erhält sich noch längere Zeit in wechselnder Weite und bleibt hohl (Fig. 6, Taf. VI). Ein so frühes Verschwinden der Nabelblase, wie es von manchen Autoren (Bruch, Franck) behauptet wird, nach deren Angaben sie bei Embryonen von der Grösse einer Waldameise schon geschwunden sein soll, konnte ich nicht constatiren, doch bestehen zweifellos individuell wechselnde Verhältnisse in der Zeit und der Ausdehnung der Rückbildung. Vor der Geburt ist die Nabelblase meist völlig reducirt. Selten findet man sie noch in späteren Trächtigkeitsperioden, als feinen, soliden bräunlichen Faden mit der Aussenfläche der Allantois verlöthet vor.

Die von Dastre (12) gegebene Darstellung der Eihautbildung beim Schafe lehnt sich, bezüglich der frühen und wichtigen Stadien sicher nicht auf eigene Anschauungen gestützt, an die von Coste gegebene Schilderung mit allen ihren Irrthümern an und wird durch obige Schilderung corrigirt.

Löst man die Eier mit ausgebildetem amniogenen Chorion, also etwa in der Zeit vom 16.—20. Tage, vorsichtig unter Kochsalz- oder Salpetersäurelösung aus dem geöffneten Uterus aus, so spült man immer noch eine geringe Menge einer wolkig-trüben Masse mit aus. Die Eioberfläche erscheint nicht mehr pellucid, sondern milchglasartig getrübt und es lösen sich oft schon während der Entfernung des Eies aus dem Uterus, in noch ausgiebigerer Menge aber nach Conservirung in verdünntem Alkohol weisse flockige Massen von der Eioberfläche ab. Diese eigenthümliche Erscheinung veranlasste seinerzeit v. Baer (13), eine accessorische, von Seiten des Uterus gebildete Eihaut vom 14. Tage nach der Begattung ab am Ei des Schafes anzunehmen, deren Bildung er in allen Theilen verfolgt haben will. In Folge des Blutandranges zur Schleimhaut des Uterus soll dieser, etwa wie der Eileiter des Vogels, eine eiweissreiche Flüssigkeit um das Ei liefern, welche sich an ihrer äusseren, dem Uterus dicht anliegenden Schicht bald zu einem zarten Häutchen über der äusseren Eihaut — d. h. dem amniogenen Chorion — verdichtet. Am 16. Tage habe dieses Häutchen schon so viele Consistenz, dass man es bei der Herausnahme des Eies erhalten könne.

Digitized by Google

Ebenso lässt Coste (14) um das Ei des Schafes, nachdem es schon zu einem langen Schlauch ausgewachsen ist, auf die — freilich in Wahrheit nicht mehr vorhandene — „Dotterhaut“ (Zona pellucida) vom Uterus eine Pseudomembran, seine Membrane adventive, etwa um den 13. Tag gebildet werden. Dieselbe soll etwa am 28. Tage, wenn die Allantois schon ihre ganze Ausbildung erlangt hat, wieder verschwinden.

Hausmann (15) hält das von v. Baer und Coste Beschriebene beim Schafe und der Ziege für eine Decidua, die sich bei der Praeparation in Wasser ablöse und abfalle.

v. Bischoff (16) vermisst an den, seiner eigenen Angabe, nach nicht mehr ganz frischen Reheiern diese accessorische Hülle und spricht gegen ihre Existenz.

Diese Widersprüche lösen sich folgendermaassen: Die bei Eröffnung unter Flüssigkeit ausspülbare, wolkig trübe Masse ist, wie die mikroskopische Analyse ausser allen Zweifel stellt, Uterinmilch. Die von der Eioberfläche, namentlich an etwas macerirten Eiern leicht ablösbaren Fetzen sind Epithelmassen des amniogenen Chorions, weiss und undurchsichtig, etwa wie coagulirtes Eiweiss erscheinend, durch reichliche Infiltration mit den geformten Elementen der Uterinmilch, mit Fetttröpfchen und Uterinstäbchen (17). (Fig. 3, Taf. II.)

Die ganze Epithellage des amniogenen Chorions ist zu der in Rede stehenden Zeit ausserordentlich leicht abstreifbar und man kann sie an nicht absolut frischen Eiern durch blosses Schütteln in einer Flüssigkeit in Flocken fast in ihrer ganzen Ausdehnung abschwemmen. v. Bischoff, der wie er selbst sagt, an nicht ganz frischem Material arbeitete, hat deshalb die leicht ablösbare Epithelschicht des amniogenen Chorions gar nicht mehr oder nur theilweise gefunden und kam so zu der Meinung, dass an älteren Eiern des Rehes die seröse Hülle grösstentheils durch Resorption von der Mitte des Eies gegen die Enden zu schwinde, an welch' letzteren sie noch lange vorhanden bleibe, während sie am übrigen Ei schon aufgelöst ist. Die gefässreiche Allantois allein bilde die äussere Eihaut, oder das Allantoischorion (18). Diese irrige Schilderung hat in alle Lehrbücher der Embryologie Eingang gefunden. v. Bischoff ist aber auch die in späteren Stadien der Allantois dicht aufliegende und wegen ihrer Zartheit und Durchsichtigkeit leicht zu übersehende Bindegewebslage des amniogenen Chorions entgangen, die an den Eiern des Schafes während des in Rede stehenden Stadiums bis zur Codyledonenbildung nach Entfernung der Epithelschicht sehr schön zu demonstriren ist (Fig. 4, Taf. II und Fig. 14, Taf. I) und die allerdings in späteren Stadien mit der Ausserfläche der Allantois verwächst. Ich habe eine Reihe nicht ganz frischer Schaf- und Reheier conservirt, an denen die ganze Epithelschichte des amniogenen Chorions abge-

Digitized by Google

spült werden konnte, und denen von dem Stadium ab, in dem die Allantois die Eizipfel erreicht hat und die Höhle des amniogenen Chorions ausfüllt, die Bindegewebslage des letzteren zu fehlen scheint, weil sie mit der Allantoisoberfläche verwächst. Ehe aber die Allantois die Enden des amniogenen Chorions erreicht, sieht man sie innerhalb der Bindegewebslage desselben, wie in einem Sack, den sie noch nicht völlig ausfüllt, neben dem Nabelbläschen liegen. (Fig. 4, Taf. II.)

Am ganz frischen Ei lässt sich bis zur Geburt Bindegewebslage und Epithel des amniogenen Chorions nachweisen. Die seröse Hülle oder das amniogene Chorion schwindet also nicht, erhält sich vielmehr bis zur Geburt und bildet nach Verwachsung mit dem Gefässblatt der Allantois die äusserste Schicht des Allantois-Chorions.

Die Undurchsichtigkeit des amniogenen Chorions wird vom 16. Tage ab ausser durch die geformten Bestandtheile der Uterinmilch noch erhöht durch das Auftreten zahlreicher kleiner solider Epithelzöttchen (Fig. 3, Taf. II), die zuerst in der nächsten Umgebung des distalen Amnionnabelstrangendes bemerkbar, allmählich über die ganze Eioberfläche bis zu den allein völlig glatt bleibenden Enden hin entstehen (Fig. 5, Taf. VI). Durch Einwachsen in alle Vertiefungen und Fältchen der Uterinschleimhaut, die Mündungen der Uterindrüsen ausgenommen, steigern sie die Innigkeit der Verbindung zwischen Ei und Uterusmucosa in hohem Grade.

Auch auf der Innenfläche des amniogenen Chorions findet man in der Gegend der Insertion des Amniosnabelstranges zahlreiche aus der Bindegewebslage hervorgewucherte solide Zotten von wechselnder bis zu $^1/_2$ mm betragender Länge (Fig. 6, Taf. II), deren Bedeutung unklar ist, es sei denn, dass man auch sie als Ausdruck des Ueberschusses an Bildungsmaterial zu betrachten hätte. Später verschwinden sie wieder vollständig.

Ueber die erste Anlage der Allantois hat keiner der Autoren, die über die Eihäute der Wiederkäuer gearbeitet haben, bislang Aufschluss gegeben. v. Baer, Bischoff, Coste, Hausmann und Dastre schildern dieselbe erst in späteren Entwickelungsstadien, nachdem sie sich schon als eine selbständige mondsichelförmige Blase, die mit ihrem Längendurchmesser quer zur Sagittalaxe des Embryo gestellt ist, abgegliedert hat. Diese Abgliederung scheint nach Bischoff beim Reh (19) noch früher zu geschehen als beim Schafe, da bei einem Embryo mit drei Segmenten, das untere Ende des Körpers rechts und links ankerartig in zwei kleine Zapfen ausgebildet war: die ersten Rudimente der Allantois.

Die Anlage der Allantois erfolgt beim Schafe sehr früh, ehe man bei äusserlicher Untersuchung eine solche erwarten zu dürfen glaubt, kurz vor, oder während der Zeit des Amnionverschlusses und ehe die Segmentirung des Körpers beginnt, gegen Ende des 15. Tages nach der Begattung.

Digitized by Google

In Fig. 51, Taf. XI der ersten Abhandlung läuft das Caudalende des Embryo XVII in eine kleine Knospe aus, welche die hintere bogenförmige Insertion des Nabelblasenstiels in caudaler Richtung etwas überragt und innerhalb der Amnioshöhle liegend als eine Art Schwanzknospe erscheint. Diese Knospe hat aber mit der Bildung des Schwanzes nichts zu thun. In Fig. 52 derselben Tafel von Embryo XIX modellirt sich dieser Höcker deutlicher als kegelförmiger Fortsatz des Hinterleibes. Von der Convexität dieses Höckers — wir wollen ihn gleich **Allantoishöcker** nennen — schlägt sich das Amnion über den Rücken des Embryo. Der Höcker beginnt also jetzt schon theilweise unter der Allantoisscheide heraus und in's Cölom vorzuwachsen. Dabei verliert sich aber seine ventrale Fläche ohne jede Grenze in die ventrale Wand des in einiger Ausdehnung geschlossenen Hinterdarmes. Die Darmanlage einerseits und der Allantoishöcker, in welchen sie nach hinten ausläuft, andererseits, sind von der Umschlagsstelle des Amnion durch eine zwar continuirliche aber sehr seichte, ja nach rückwärts nahezu verstreichende Cölomnische getrennt. Es ist festzuhalten, dass das Cölom zu dieser Zeit nur bis zum Rande des Embryo, aber noch nicht in denselben hineinreicht. Es besteht nur Keimblasen- aber noch kein Embryonal- oder Körpercölom. Den hintersten, seichten, über die Oberfläche des Allantoishöckers in Gestalt einer Bogennische verlaufenden Theil des Cöloms empfiehlt es sich als **caudalen Cölombogen** ($c_1 CB.$) zu bezeichnen im Hinblick auf den Bogen, der am Kopfende des Embryo Amnion und Vorderdarm trennt, und der als **cranialer Cölombogen** (*cCB.*) zu bezeichnen wäre.

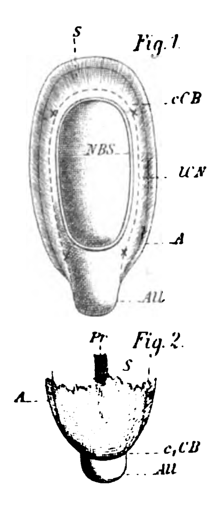


Fig. 1. Schafembryo Nr. XIX von 16 Tagen von der Ventralseite. Halbschematisch. Vergr. ca. 20/1. — *S.* Schild. *A.* Amnion. *NBS.* der abgeschnittene Nabelblasenstiel. *cCB.* zwischen * * rechts und links cranialer Cölombogen oder Nische. *lCN.* zwischen * * links laterale Cölomnische. *All.* Allantoishöcker.

Fig. 2. Caudalende desselben Embryo von der Dorsalseite. — Bezeichnungen wie in Fig. 1. *Pr.* Primitivrinne. $c_1 CB.$ caudaler Cölombogen (auf der Abbildung zu scharf und zu tief markirt).

Die rechts und links zwischen Darm und Amnion verlaufenden und die beiden Cölombogen verbindenden Nischen sollen **laterale Cölomnischen** (*lCN.*) heissen. Es trennt also in diesem Stadium der Entwickelung der craniale Cölombogen das Amnion am Kopfende des Embryo von

Digitized by Google

dem im Verschlusse begriffenen Vorderdarm. Die beiden Schenkel des cranialen Cölombogens laufen in die lateralen Cölomnischen aus. Diese trennen das Amnion am Seitenrande des Embryo vom Darme bez. der Darmrinne und gehen continuirlich in den caudalen Cölombogen über, der seinerseits das Amnion am Caudalende des Embryo als seichte Furche von dem Allantoishöcker scheidet. Man kann das Verhältniss auch kurz so ausdrücken, dass man sagt: Während der Darmnabel relativ früh die Tendenz zum Verschlusse zeigt, bleibt der Leibesnabel noch längere Zeit weit offen, sein caudaler Rand verläuft bogenförmig über die dorsale Fläche des Allantoishöckers.

Etwas weiter und noch schärfer differenzirt sind dieselben Verhältnisse bei Embryo XX (Fig. 1, Taf. I) dieser Abhandlung. Der Allantoishöcker ist noch etwas weiter als bei XIX unter dem Amnios herausgewachsen, der caudale Cölombogen verläuft von dessen dorsaler Fläche schief nach vorn und ventral, um sich in die seitlichen Cölomnischen fortzusetzen. Bei Ventralansicht erscheint der Allantoishöcker einfach als Verlängerung des geschlossenen, aber etwas dorsoventral comprimirten Hinterdarmes.

Aus den einschlägigen Schnittserien ergiebt sich, dass schon bei XIX die Lichtung des bei diesem Embryo noch in sehr kurzer Ausdehnung geschlossenen Hinterdarmes in gerader Richtung bis in den Allantoishöcker hineinreicht und in demselben verjüngt und blind endigt. Fig. 7 Taf. II giebt den 97. Schnitt, vom Kopfende an gezählt, durch diesen Embryo. Der Schnitt trifft noch die Primitivrinne mit deren cylindrischem, vierfach geschichteten Ectoblast der Mittelkeim in der Axe zusammenhängt und sich dadurch als Primitivstreif von dem übrigen ziemlich massigen Mesenchym unterscheiden lässt. An den Seiten des letzteren scheidet die seichte laterale Cölomnische *lCN.* den parietalen und visceralen Mesoblast M_1 und M_2. Letzterer bildet nicht nur die Darmwand, sondern auch die mit Gefässanlagen versehene Wand des nahe der hinteren Darmpforte durch den Schnitt getroffenen Nabelblasenstieles, *NBS.* Der Entoblast besteht im Bereiche des Darmes aus geschichtetem Cylinderepithel = Darmentoblast — im Bereiche des Nabelblasenstiels aber aus flachem einschichtigem Epithel = Dottersack- bez. Nabelblasenentoblast. Während also äusserlich die Darmwand in den Nabelblasenstiel ohne bestimmte Grenze übergeht, ist diese Grenze durch die Unterschiede des respectiven Epithelbelages auf's Schärfste gegeben.

Der vierte Schnitt weiter caudalwärts (Fig. 8, Taf. II) trifft das caudale Ende der Primitivrinne. Die laterale Cölomnische ist noch deutlich. Der im vorher geschilderten Schnitte doppelt geschichtete Darmentoblast ist jetzt dreischichtig. Der Epithelbelag des Nabelblasenstieles bleibt unverändert. Ectoblast und Darmentoblast sind durch den im Bereich des Primitivstreifs

Digitized by Google

circa fünfschichtigen Mesoblast getrennt. Der zweite Schnitt, abermals weiter caudalwärts (Fig. 9, Taf. II), fällt dicht vor dem Allantoishöcker durch den Primitivstreif, aber hinter die Primitivrinne. Die lateralen Cölomnischen sind in den Caudalbogen des Cöloms übergegangen, der stark verseichtet und etwas dorsal verschoben ist. Die wenigen noch folgenden Schnitte fallen durch die Amnioswurzel. Durch die zunehmende Verseichtung des caudalen Cölombogens ist in dieser Gegend die sonst scharfe Grenze zwischen parietalem und visceralem Mesoblast verwischt. Die mit dreifachem Epithel ausgekleidete, jetzt stielrund gewordene Darmlichtung reicht noch auf zwei Schnitten in den Allantoishöcker hinter der Amnioswurzel hinein. Die zwei letzten Schnitte fallen durch die Hinterwand desselben.

Die als unpaarer kegelförmiger Höcker auftretende und caudalwärts unter dem Amnios hervorwachsende Allantoisanlage ist also von vornherein hohl, ihre Lichtung ist eine Fortsetzung der Darmlichtung und die Allantoisanlage kann einfach als caudale Darmausstülpung aufgefasst werden.

Durch den ausserordentlich seichten caudalen Cölombogen ist der Allantoishöcker äusserlich von der Parietalzone nur undeutlich getrennt, scheinbar eine Verdickung der letzteren. (Siehe die oben in den Text gedruckten Figg. 1 u. 2.)

Bei dem Embryo Nr. XX (Taf. I, Fig. 1) mit zwei Paar Ursegmenten sind die Verhältnisse insofern geändert, als einmal die zuerst im Querschnitt rundliche Allantoislichtung sich im Gebiete vor der Uebergangsstelle des Darmes in die Allantois in einen dorsal spitz gegen den Mesoblast hin vorspringenden Winkel auszieht, dadurch dreieckig wird und den Mesoblast in der Axe zu verdrängen beginnt (Fig. 10 *All*, Taf. II; Schnitt 10 vom Caudalende her gezählt), ferner dadurch, dass in den beiden nasalwärts dicht vor die Amnioswurzel fallenden Schnitten der Mesoblast thatsächlich unterbrochen wird (Fig. 11, Taf. II; Schnitt 11 vom Caudalende her gezählt).

Ein solider, zweischichtiger, im Caudalende der Primitivrinne und des Primitivstreifs gelegener Epithelstrang verbindet, von dem ihn umgebenden Mesenchym durchweg scharf abgegrenzt, den das caudale Ende der Primitivrinne auskleidenden zweischichtigen Epithelbelag mit dem einschichtigen Darmentoblast.

Die Amnionwurzel beginnt sich im Bereiche des Ueberganges der lateralen Cölomnische in den caudalen Cölombogen, wie aus den Schnitten erhellt, etwas zu verdicken, aber diese Verdickung verliert sich bald cranialwärts und die Schnitte zeigen im Bereiche des Primitivstreifs (s. Fig. 12, Taf. II; Schnitt 20 vom Caudalende her gezählt) wieder die bekannten Bilder.

Digitized by Google

Der Hinterdarm besitzt fast in seiner ganzen Ausdehnung dreieckigen Lichtungsquerschnitt.

Ich wende mich, ohne einstweilen auf die Bedeutung des erwähnten Epithelstranges einzugehen, zur Schilderung der weiteren Schicksale der Allantois.

Bei dem 16 Tage und 6 Stunden alten Embryo Nr. XXII mit fünf Körpersegmenten — derselbe gleicht in seiner Körperferm im Ganzen dem Embryo XXI (Figg. 2 und 3, Taf. I) — ist der Allantoishöcker nicht nur in sagittaler Richtung vergrössert und unter dem caudalen Cölombogen weiter hervorgewachsen, sondern ersterer hat auch im transversalen Durchmesser dadurch zugenommen, dass seine ursprünglich reine Kegelform sich jetzt nach rechts und links in einen bogenförmigen Wust fortsetzt, das Material für die Allantoishörner (Figg. 13 und 14, Taf. II).

Durch das Auftreten dieser Wülste wird aber die ursprünglich continuirliche Cölomnnische zuerst an Stelle, wo deren lateraler Abschnitt in den caudalen Cölombogen übergeht (siehe die halbschematische Fig. 1 im Texte, caudalwärts von ** gegen *All.* zu) ausgeglichen und die ursprüngliche Continuität beider unterbrochen. Die Spitzen der Allantoishörner laufen in die schon erwähnte, in Fig. 14, Taf. II und in Fig. 11 im Querschnitt gezeichnete, allmählich cranialwärts weiter greifende Verdickung der Amnioswurzel aus. Beide Hornspitzen erscheinen dadurch leicht dorsal gebogen.

Die zweihörnige Form der Wiederkäuerallantois kommt also schon sehr früh in der Anlage derselben zum Ausdruck und die Allantoishöhle greift, wie sich aus der Schilderung der Schnittserien ergeben wird, auch alsbald unter Einwucherung ihrer Entoblasttapete in die ursprünglich solide Hornanlage über. Dadurch erscheint bei genauer äusserlicher Untersuchung auch die ganze Allantois sehr frühe schon leicht gebläht (s. Fig. 3, Taf. I und Figg. 15 und 16, Taf. II). Sie bildet jetzt (Fig. 16, Taf. II) nicht nur einen Theil der seitlichen Begrenzung der lateralen Cölomnische, sondern auch der durch die Blähung der Allantois zwischen dem medialen Rande ihrer Hörner und dem Darme auftretenden, in der Fig. 14 noch sehr seichten Furche, in welche jetzt die laterale Cölomspalte ausläuft und die ich als Darmallantoisfurche bezeichnen will (*DAF*).

Die Vertiefung dieser Furche nimmt parallel der Vergrösserung der Allantoishöhle im Körper und den Hörnern und der dadurch bedingten Auftreibung der Allantois zu (Figg. 14, 15 und 16, Taf. II, sowie Figg. 8, 11, Taf. I, *DAF*) und schnürt auch allmälich das Darmrohr an seiner Uebergangsstelle in die Allantois (s. Fig. 11, Taf. I) leicht ringförmig ein, da dessen Zunahme in der Weite hinter der Auftreibung der Allantois

Digitized by Google

zurückbleibt. Die solide wulstartige Verdickung des Parietalzonenrandes, aus der die Allantoishörner hervorgehen, eilt aber der allmählich in sie übergreifenden Höhlenbildung voraus und reicht relativ weit cranialwärts, noch ehe sich die Hörner mit freier Spitze abzugliedern beginnen. Dadurch erscheint (s. Figg. 14, 15 und 16, Taf. II; Figg. 8 und 11, Taf. I) da, wie gesagt, im Bereiche der Hörner wohl eine deutliche Allantoisfurche (*DAF*), aber keine den visceralen und parietalen Mesoblast unter der Amnioswurzel trennende Cölomnische mehr existirt, die Anlage der Allantoishörner als Verdickung der Parietalzone.[1] Ich sage erscheint, denn die Verfolgung der Entwickelung der Allantois hat ergeben, dass sie als Verdickung des visceralen, die Darm- und Allantoiswand bildenden Mesoblastes entstanden sind; dass erst secundär durch dessen Verdickung und Blähung ein partielles Verstreichen der Cölomnische bedingt und dadurch die ursprüngliche Trennung der Allantoisanlage von der Parietalzone vorübergehend verwischt worden ist.

Je mehr nämlich die Höhlenbildung auch in die ursprünglich soliden Hörner übergreift und an Geräumigkeit zunimmt (Embryonen mit 6 bis 12 Ursegmenten s. Figg. 7, 8, 10, 12 und 13, Taf. I), um so mehr werden schliesslich auch die stark aufgetriebenen Hornspitzen den Umschlagsrand des Amnios seitlich überragen müssen. Schon ehe dies geschieht, markirt sich über den Hornspitzen eine, schon in Fig. 16, Taf. II bei ** und Figg. 7 und 8, Taf. I bei ** deutlich werdende Furche, die mit dem weiteren Wachsthum der Hörner etwas cranial verschoben und zugleich immer tiefer wird, so dass sie bei Ventralansicht des Embryo als feine Kerbe erscheinend schliesslich die Hornspitzen von der Amnioswurzel trennt — ich bezeichne sie deshalb als Trennungsfurche (*Trf*). — Durch dieselbe wird die laterale Cölomnische an dieser Stelle, sowie sich die Hornspitzen frei abgliedern, wieder mit dem caudalen Cölombogen in Communication gesetzt. Dieser letztere hat sich inzwischen wesentlich vertieft und zwischen caudale Amnioswurzel und Allantois eingeschoben und damit das Caudalende des Embryo mehr und mehr von der gleichzeitig durch die jetzt eintretende Entwickelung eines caudalen Knotens am Primitivstreifen um ihre Transversalaxe ventralwärts gedrehten Allantois abgetrennt (s. Figg. 7, 10, 12, 13, 14, 15 und 17, Taf. I, sowie die Medianschnitte Fig. 22, Taf. II und Figg. 11, 12 und 13, Taf. III).

Während die Trennungsfurche von den Allantoishörnern überwachsen

[1] Diese Verhältnisse haben auch v. Bischoff irregeführt, denn er sagt in *Entwickelung des Reheies*, S. 16: „Es war hier sehr deutlich, wie diese" — nämlich die Allantois — „zuerst als eine Wucherung des ganzen unteren Körperendes des Embryo, und zwar von Anfang an in doppelter Anlage, hervortritt, und ihre Verbindung mit dem Darme erst später sich ausbildet."

Digitized by Google

wird und dadurch medial von den Hornspitzen zu liegen kommt (s. Figg. 7, 12. 13 und 14, Taf. I) gliedert sich die Allantois mehr und mehr als selbständige, transversal gestellte, mondsichelförmige Blase vom Embryo ab.

Durch die Rotation der Allantois um ihre Transversalaxe auf die Ventralseite des Embryo wird aber auch die ursprünglich gerade Uebergangsstelle des Darmes in die Allantois (s. Figg. 15 und 16, Taf. II und Figg. 11 und 15, Taf. I) U-förmig geknickt und diese früher schon etwas durch die Darmallantoisfurche *DAF* eingeschnürte Stelle wird zum Allantoisstiel oder Urachus. Das vor dem tiefer und tiefer einspringenden caudalen Cölombogen (s. Figg. 11, 12, 13, Taf. III, *c. CB*) hergeschobene Gewebe wird Beckenwand. Ueber den caudalen Rand des bis zum 20. Tage nach der Begattung noch sehr weit offen stehenden Leibesnabels hängt jetzt der Allantoisstiel in ∼-förmiger Biegung heraus, um schliesslich beim allmählichen Verschlusse des Leibesnabels im Nabelstrange eingeschlossen zu werden (s. Figg. 15, 16 und 18, Taf. I).

Ich gebe nun durch eine kurze Besprechung einschlägiger Schnittserien weitere Belege für die Richtigkeit der vorstehenden Schilderung:

Bei Embryo XXII (s. Fig. 14, Taf. II) ist die Allantoishöhle noch auf den konischen Allantoishöcker beschränkt, sie greift noch nicht auf die Hornanlage hinüber. Der 171. Schnitt (vom Kopfende begonnen) fällt nahe dem freien Ende durch den unter dem Amnion hervorgewachsenen Allantoishöcker, dessen im Querschnitte stielrunde Lichtung von einer vier- bis fünfschichtigen Entoblasttapete umschlossen wird, die ihrerseits von dem zwei- bis dreischichtigen visceralen Mesoblast umhüllt ist (Fig. 17, Taf. II).

Der 11. Schnitt weiter cranial (Schnitt 160 ab capite, Fig. 18, Taf. II) fällt nasal dicht vor die Amnioswurzel. Der Allantoisquerschnitt präsentirt sich in Gestalt eines dorsoventral comprimirten, von ein- bis zweischichtigem Entoblast ausgekleideten Ovals. Die seitliche Amnioswurzel ist jederseits stark verdickt bei ALH_1, es wird das Material für die späteren Allantoishörner angelegt. Ein Blick auf die Figg. 18—21 zeigt, wie sich diese Verdickung cranialwärts wieder verliert. Die zwischen dem Allantoiskörper *All* und der Hornanlage befindliche Furche ist die Darmallantoisfurche *DAF*. Sie reicht soweit cranial, wie die solide Anlage der Hörner, nachdem sich diese letztere verloren hat, läuft die Darmallantoisfurche einfach in die laterale Cölomnische *lCN* aus, die jetzt nicht mehr von den Allantoishörnern, sondern von der Amnioswurzel flankirt wird.

Schnitt 158, in Fig. 19, Taf. II abgebildet, fällt durch die Stelle, wo der Darm in die Allantois übergeht. Die Darmlichtung zieht sich dorsal spitz aus. Das Material für die Allantoishörner verdickt scheinbar die Amnioswurzel. Der in Fig. 18 links bei $c_1 CB$ noch durch eine Kerbe

Digitized by Google

angedeutete Querschnitt des caudalen Cölombogens hat sich in Schnitt 158 (Fig. 19) völlig verloren.

Embryo XXI (Fig. 3 Taf. I) besitzt schon eine mondsichelförmige und, wie die Sagittalschnittserie zeigt, bis in die Hörner hohle Allantois. Der Allantoichöcker ist verschwunden; er ist mit zunehmender Blähung der Allantois einfach in deren caudaler Wand aufgegangen.

Fig. 22, Taf. II zeigt den Medianschnitt.

Die Darmlichtung führt direct in die Allantoishöhle. Der einfache Darmentoblast verdickt sich in caudaler Richtung und wird an der caudalen Wand der Allantois drei- bis vierschichtig. Ohne einstweilen auf weitere an diesem Schnitte auffällige Verhältnisse einzugehen, bitte ich den in Fig. 22, Taf. II abgebildeten, weiter lateral nach der linken Embryonalhälfte zu gelegenen Schnitt zu betrachten, der an der etwas eingeengten Uebergangsstelle des leicht dorsoventral comprimirten Darmes in die Allantois die Entoblasttapete tangirt und die Basis des linken Allantoishornes quer schneidet. Unter der durch den Schnitt tangirten Brücke, die das Darmepithel mit dem Allantoisepithel verbindet, ist eine kleine Einbuchtung bemerklich, die in dem noch weiter lateral gelegenen, in Fig. 24 Taf. II abgebildeten Schnitt sich wesentlich vertieft und nichts anderes ist als die Darmallantoisfurche *DAF*, welche die Allantoishörner vom Darme trennt (vgl. Fig. 3, Taf. I *DAF*).

Die Lichtung der Allantoishörner reducirt sich rasch gegen die noch soliden Hornspitzen zu. An allen drei Schnitten ist der Querschnitt des caudalen Cölombogens nur als seichte Kerbe $c_1 CB$ bemerkar.

Die Serien von den Embryonen XXIII, XXIIIb und XXIV erheischen, da sie nur das Weitergreifen der Allantoishöhle in die Hörner und die damit gegebene Vertiefung der Darmallantoisfurche illustriren, keine Berücksichtigung. Die Serie von XXIV b (Figg. 7 und 8, Taf. I) giebt über den Abgliederungsvorgang der Hornspitzen Aufschlüsse.

Die Allantois dieses Embryo besitzt in der Mitte ihres convexen Randes eine kleine Kerbe, die sich mitunter längere Zeit erhalten kann (s. Embryo XXVI a, Fig. 12, Taf. I), wegen ihres inconstanten Auftretens aber kaum morphologische Bedeutung besitzt. Das linke Horn der Allantois reicht etwas weiter cranialwärts als das rechte.

Fig. 1, Taf. III giebt den 21. Transversalschnitt vom Caudalende gezählt. Derselbe fällt nasal dicht vor die Amnioswurzel und schneidet eben die Amnioshöhle an. Die Höhle des linken Hornes confluirt mit der Höhle des Allantoiskörpers AlH_2; die Höhle des rechten Hornes AlH_1 dagegen ist von dem Schnitte etwas weiter cranialwärts getroffen und liegt isolirt. Der caudale Cölombogen ist nur als sehr flache Kerbe, $c_1 CB$, angedeutet.

Digitized by Google

Die Darmallantoisfurche ist durch den Schnitt noch nicht getroffen, sie endet schon weiter cranial.

Der vierte Schnitt weiter cranialwärts (Fig. 2, Taf. III) fällt durch die Stelle, wo Darm- und Allantoishöhle in einander übergehen. Die Lichtungen beider Hörner sind jetzt selbständig. Linkerseits tangirt der Schnitt noch beinahe die Uebergangsstelle der Epitheltapete des Allantoiskörpers in die Epithelauskleidung des linken Hornes, die im Gegensatz zur doppelten Schichtung der ersteren nur aus einer einfachen Zellenlage besteht.

Die Darmallantoisfurche *DAF* markirt sich. Der caudale Cölombogen ist jetzt deutlicher.

Weitere dreizehn Schnitte cranialwärts (Fig. 3, Taf. III) ist links die Höhle des Allantoishornes etwas über der Mitte der Hornlänge getroffen; rechts kappt der Schnitt die schon solid gewordene Hornspitze ab.

Der caudale Cölombogen und die Darmallantoisfurche sind vertieft und nicht mehr zu übersehen.

Der dreizehnte Schnitt noch weiter cranial (Schnitt 41 vom Caudalende ab gezählt, Fig. 4, Taf. III) fällt rechts durch die Stelle, wo die solide Hornspitze in die verdickte Amnioswurzel ausläuft. Links liegt noch Hornlichtung im Schnitte. Der caudale Cölombogen vertieft sich. Die vom Darm und den Allantoishörnern flankirte Darmallantoisfurche ist an ihrem cranialen Uebergang (vgl. Fig. 8, Taf. I) in die zwischen Darm und Amnioswurzel gelegene laterale Cölomnische durch den Schnitt getroffen. Rechts fällt der Schnitt durch die laterale Cölomnische.

Auf dem vierzehnten Schnitt weiter cranial (Schnitt 55 vom Caudalende ab, Fig. 5. Taf. III) ist links die in die verdickte Amnioswurzel auslaufende solide Hornspitze getroffen. Rechts fällt der Schnitt durch die Amnioswurzel cranial von der Hornspitze. Die in diesem Schnitte noch auffallende Verdickung der Amnioswurzel verliert sich rasch cranialwärts und ist elf Schnitte weiter nach vorne völlig verschwunden (Fig. 6, Taf. III). In Fig. 5 ist linkerseits durch die solide Hornspitze der caudale Cölombogen c_1CB noch von der lateralen Cölomnische getrennt. Rechts dagegen fällt der Schnitt cranialwärts vor den caudalen Cölombogen und trifft demgemäss nur die laterale Cölomnische.

Die auch in dieser Serie sich aussprechende scheinbare Zugehörigkeit der Allantoishörner zur Amnioswurzel und damit zum parietalen Mesoblast ist bedingt durch die mangelhafte Abgrenzung des Leibesnabelrandes. Die seine Grenze markirende Cölomfurche ist am Uebergang des an und für sich in diesem Stadium sehr seichten caudalen Cölombogens in die laterale Cölomnische durch die in cranialer Richtung vom Allantoiskörper her an der Amnioswurzel emporgewachsenen Hörner partiell ausgeglichen und dadurch der caudale Cölombogen von der lateralen Cölomnische getrennt

Digitized by Google

worden. Sowie sich aber die Hörner der Allantois selbständig abgliedern, werden die Querschnittsbilder wieder sehr leicht verständlich. Der Querschnitt 55, Fig. 8, Taf. III, (vom Caudalende abgezählt) des Embryo XXVIII (Fig. 13, Taf. I) fällt rechts durch die schon freie Hornspitze, links dagegen gerade in den Bereich der Trennungsfurche, die jetzt den caudalen Cölombogen medial von dem linken Horne mit der Darmallantoisfurche verbindet. Der noch im Schnitt befindliche Boden der Trennungsfurche verbindet das linke Horn mit der Amnioswurzel. Sieben Schnitte weiter cranial sind beide Hörner frei (Fig. 9 Taf. III). Sechs Schnitte hinter Fig. 8 hängt die Wandung beider Hörner mit der Wand des Allantoiskörpers zusammen und der seichte caudale Cölombogen ist dadurch von dem caudalen, schon verflachten Ende der Darmallantoisfurche getrennt.

Die selbständige Abgliederung der Allantoisspitzen vollzieht sich der Regel nach dann, wenn die letztere etwa $^1/_2$ mm in sagittaler und 2 bis $2^1/_2$ mm in transversaler Richtung misst, gegen Ende des 16. Tages nach der Begattung. Man kann dann schon bei äusserer Betrachtung beobachten, wie sich die bindegewebige Allantoiswand durch die Bildung von einer zuerst nur dünnen, später aber rasch an Dicke zunehmenden Schicht von Gallertgewebe etwas von der Epithelschicht abzuheben beginnt (s. Fig. 15, Taf. I). Nur im Allantoisstiel ist der Zusammenhang beider Blätter noch lange Zeit ein inniger. Sehr bald bemerkt man auch (Figg. 14 und 17, Taf. I), dass die Bindegewebsschichte der Allantois von einem reichlichen Maschenwerk undurchsichtiger Gefässe durchzogen wird, in denen jedoch noch keine Spur rother Blutzellen zu finden ist. Die Allantois nimmt zuerst langsam, dann aber, während der Dottersack sich rückbildet, rasch an Länge und Weite zu, ohne jedoch immer mit Flüssigkeit prall gefüllt zu sein. Mitunter findet man sie (Fig. 14, Taf. I) als schlaffen gefalteten Sack. Gegen Ende des 18. Tages zeigen die Harnsackgefässe eine deutlich rothe Farbe und enthalten jetzt auch reichlich rothe Blutzellen. Während des weiteren Wachsthums runden sich die Allantoisspitzen mehr und mehr ab, ihre sichelförmige Krümmung verliert sich und die ganze Allantois wird mehr wurstförmig, indem ihre Füllung mit Harn zunimmt (Fig. 17, Taf. I). Längen- und Weitenmaasse unterliegen übrigens am 17. und 18. Tage nicht unbeträchtlichen Schwankungen.

Diese Angaben stehen in erfreulichem Einklange mit den von Coste (6) gemachten, der wenn er auch die erste Anlage der Allantois nicht berührt, doch die Querstellung der letzteren zur Längsaxe des Embryo und des Eies nach Abgliederung der Hornspitzen und die Blutlosigkeit der Allantois-Gefässe richtig erkannt hat. Coste bezeichnet die Stadien Figg. 7 bis 15, Taf. I der schlechtweg als „Ankerform“ und vergleicht den noch gerade gestreckten Embryo dem Stiel, die sichelförmige

Digitized by Google

Allantois den beiden Schenkeln und die Nabelblase dem Seile eines Schiffsankers.

Die von Hausmann (20) abgebildeten, an der Spitze der Allantois befindlichen knötchenförmigen Verdickungen habe ich niemals zu Gesicht bekommen und kann auch Hausmann's Auffassung, dass sie Vorläufer der Blutgefässbildung seien, nicht acceptiren. Mit dem weiteren Wachsthum der Allantois erreichen deren Enden bald die Innenfläche des amniogenen Chorions und gleiten nun an derselben entlang, wodurch die allmähliche Parallelstellung der Allantoisaxe zur Längsaxe des Eies eingeleitet wird. Gewöhnlich tritt diese Lageänderung zwischen dem 18. und 19. Tage, mitunter auch etwas früher ein, wenn die Allantois 2·5 cm lang und etwa $^1/_2$ cm weit geworden ist. Zugleich beginnt jetzt der Embryo sich einzurollen und sich mit seiner linken Seite der Allantoisoberfläche, die er später grubenförmig einbuchtet, anzulegen, während er sich jetzt mit seiner Längsaxe zum ersten Male quer zur Längsaxe des Eies stellt. (Fig. 17, Taf. I und Fig. 4, Taf. II.)

Die Allantois wächst nun zwischen dem von seinem Amnion umhüllten Embryo und der reducirten Nabelblase innerhalb des amniogenen Chorions weiter und weiter, glättet durch ihre zunehmende Füllung dessen Fältchen (Fig. 4, Taf. II), und füllt die Höhle desselben zwischen dem 23. und 24. Tage völlig aus. Eine eigentliche Verwachsung der Allantoisoberfläche mit der Bindegewebsschicht des amniogenen Chorions und die Bildung des Allantoischorions findet aber erst etwa um den 30. Tag statt. Auch die Nabelblase wird in eine seichte Längsrinne der Allantois in der Nähe des distalen Nabelstrangendes aufgenommen und verwächst mit ihr mehr oder weniger fest. Dann beginnt auch allmählich das Einwachsen der Allantoisgefässe in die Zöttchen des amniogenen Chorions. Die Gefässschicht der Allantois wird nämlich durch anfangs spärliches, später aber mehr und mehr an Masse zunehmendes Gallertgewebe, wie schon oben bemerkt wurde, vom Epithelblatte abgehoben und gelangt schliesslich bis auf den Scheitel des Amnions (Fig. 6, Taf. VI). Hierbei verwächst sie locker mit der ganzen Oberfläche desselben und führt so auch dem Amnion in ihren Gefässen das nöthige Blut zu. Die Epithelschicht der Allantois dagegen bleibt, wie man sich nach Anstechen der Allantois und Füllung ihrer Höhle durch Lufteinblasen auf's Deutlichste überzeugen kann, unter dem Embryo und seinem Amnios als cylindrischer an den Enden sich verjüngender Sack liegen (Fig. 6, Taf. VI) und überzieht, wenn sie auch später etwa bis zur halben Höhe des Amnios emporsteigt, doch niemals dessen Kuppe, wie die Gefässschicht. Diese thatsächlichen Verhältnisse hat Dastre (12) im Gegensatze zu Dutrochet richtig erkannt und beschrieben. Das zwischen dem Epithelblatt der Allantois und dem eigentlichen, aus dichterem fibrillärem

Digitized by Google

Gewebe und Blutgefässen bestehenden „Gefässblatte“ liegende Gallertgewebe oder die intermediäre Allantoisschicht, gleicht in allen Details dem Gallertgewebe des Nabelstranges.

Die Allantois besitzt jederseits eine Nabelarterie und eine Nabelvene. Die beiden Nabelvenen vereinigen sich, ursprünglich getrennt in der Bauchwand verlaufend, in späteren Entwickelungsstadien schon innerhalb des Nabelringes zu einem Sammelaste.

Durch die Verwachsung des Gefässblattes der Allantois mit dem amniogenen Chorion wird das Allantoischorion gebildet und damit wird auch die Befestigung des Eies an der Uterinschleimhaut; sowie seine Ernährung eine intensivere.

An dem Allantoischorion bilden sich nämlich nicht nur Gefässschlingen, welche eine Bindegewebsscheide mitnehmen, in die ursprünglich soliden Epithelzotten hinein, sondern auch an den den Uterincarunkeln anliegenden Stellen beginnen stark gefässhaltige umschriebene Faltencomplexe zu wuchern, die Anlagen der Cotyledonen des Eies (Fig. 6, Taf. VI). Ihre erste Anlage wird zwischen dem 27. und 28. Tage deutlich in Gestalt weisser etwa linsen- bis erbsengrosser noch flacher rundlicher oder ovaler Flecken, zu denen Gefässe hinziehen. Bald erheben sich die diese Flecke hervorrufenden Fältchen immer höher und die mikroskopische Untersuchung ergiebt, dass ihr Stroma aus gefässhaltigem fibrillären Bindegewebe besteht, dessen Capillaren bis dicht unter den Epithelbelag reichen. Letzterer besteht aus geschichteten, cubischen, reichliche Mitosen enthaltenden Zellen, die mit zahlreichen Fetttröpfchen der Uterinmilch und einer Unzahl von Uterinstäbchen infiltrirt sind. Fett und Stäbchen bedingen die weisse Färbung der Cotyledonenanlagen. Die an älteren Allantoischorien von Schafeiern vielfach auffallende weisse netzförmige Zeichnung ist durch die massenhaft in denselben abgelagerten Uterinstäbchen bedingt. Zwischen den eigentlichen Cotyledonen sind durchaus nicht selten, oft recht zahlreiche accessorische kleinere Cotyledonen, namentlich an den Eiern des Rindes zu finden.

Das Allantoischorion bildet nun einen seiner Länge und Weite nach wechselnd geräumigen, zweihörnigen und die ganze Uterinhöhle ausfüllenden ziemlich prallen Sack, an dessen Enden die Gefässe in wechselnden Entfernungen von den Eispitzen auf einmal wie abgeschnitten aufhören. Sie biegen hier schlingenförmig um und die Eispitzen bleiben gefässlos. Dieselben sind meist mehr oder weniger stark und in wechselnder Ausdehnung gefaltet und verschrumpft, von gelblich käsigem Aussehen, oft sogar spiralig gedreht. Ich deute diese Veränderung der Eienden wie Dastre (21) als Folge einer Druckatrophie, als eine Art Necrobiose, die übrigens vielfach schon am amniogenen Chorion, ehe die Allantois dessen Enden erreicht, vom 17. Tage ab, in wechselnder In- und Extensität, entweder nur an einem

Digitized by Google

oder an beiden Eizipfeln beobachtet werden kann. Sie tritt um so eher und ergiebiger ein, je länger die Eier und je mehr damit ihre Enden dem Druck von Seiten der Uterushornspitzen ausgesetzt sind. Selten sterben die Eizipfel in einer mehr als 6 cm langen Ausdehnung ab.

Dieses Absterben der Eizipfel hat v. Bischoff an Reheiern ebenfalls bemerkt, ohne aber eine sichere Deutung geben zu wollen (22). „Anfangs glaubte ich sie — nämlich die Eizipfel — für den Ueberrest der atrophirten Dotterhaut (Zona pellucida) halten zu können, allein, nachdem ich mich überzeugt, dass von dieser schon an ganz kleinen Eiern, sobald sie Mitte December zu wachsen anfangen, nichts mehr vorhanden ist, so habe ich diese Meinung aufgeben müssen. Diese Substanz, von der ich hier rede, ist übrigens nicht mit dem später an den beiden Polenden des Eies sich entwickelnden Divertikeln der Allantois zu verwechseln. Am meisten scheint es mir noch, dass Partien der ganzen Eier an den Polen derselben zusammenschrumpfen und atrophiren und so diese weissen Massen darstellen, wenigstens ist es gewiss, dass die Eier in der ersten Zeit, wenn sie so stark gewachsen sind, bis zum Auftreten und der Abschnürung des Embryo viel länger sind als später. Ich fand sie in der ersten Zeit oft 7, 8, 9 Zoll lang, später selten mehr als 6 oder 7 Zoll" — thatsächlich ist das Rehei niemals so lang, als das gleich weit entwickelte Ei des Schafes — „so dass ich glaube, sie schrumpfen an den Enden etwas ein und stellen dann hier jenes weisse häutige Wesen dar. Noch später wachsen sie freilich wieder bedeutend, indem sie alsdann 12 bis 14 Zoll lang werden können."

Die Vermuthung v. Bischoff's, dass die Zipfel durch Atrophie verrunzelt werden, ist richtig, doch ist zu beachten, dass es sich hier nur um eine Atrophie der Enden des amniogenen Chorions handelt, die aber nicht immer eintritt. Ist die Atrophie eingetreten, und erreicht die Allantois nachträglich die proximale Grenze des abgestorbenen Theiles, so wächst sie nicht weiter und der abgestorbene Zipfel des amniogenen Chorions sitzt ihrem abgerundeten Ende anhängselartig auf.

Vielfach tritt aber ein solches Absterben der Eizipfel erst ein, nachdem die Allantois die Spitzen des amniogenen Chorions erreicht hat. Dann liegt in dem necrobiotischen Theile innerhalb der epitheltragenden Bindegewebsschicht des amniogenen Chorions der ebenfalls abgestorbene, von verödeten Gefässen durchzogene Allantoiszipfel. Die noch functionirenden Gefässe des Chorions bleiben nur bis zur Grenze des abgestorbenen Theiles wegsam und biegen hier schlingenförmig um.

Ich habe niemals gesehen, dass, wie v. Baer, Hausmann, Franck und Coste behaupten, die Enden des amniogenen Chorions von den Enden der Allantois durchwachsen werden. Die letztere müsste dann ja abgestorben und nackt der Uterinschleimhaut

anliegen. Das ist aber, wie ich mit Dastre (24) constatiren kann, nicht der Fall.

v. Bischoff (24) will und kann für das Rehei der v. Baer'schen Ansicht über die Durchwachsung Seitens der Allantois nicht widersprechen. „Allerdings besteht die seröse Hülle noch lange an den Enden der Eier, während sie im übrigen Umfange schon verschwunden ist. Dennoch ist es mir bei der äussersten Zartheit der serösen Hülle und ihrer ephemeren Bedeutung nicht sehr wahrscheinlich, dass sie bei dem Andrange der Allantois hier nicht auch eher ganz schwinden, als gerade zerreissen sollte. Ich kann aber keine bessere Erklärung an die Stelle setzen, da ich mich wegen der mancherlei Verwachsungen und Ablagerungen, die an den Enden der Eier der Rehe im Fortgange der Zeit erfolgten, nicht sicher mehr zurecht finden konnte und wichtigere Verhältnisse meine Aufmerksamkeit in Anspruch nahmen."

Es ist auch in der That schwer, wenn nicht unmöglich, sich in Eiern, an denen die Necrobiose der Eizipfel vollendet ist, zu orientiren. An günstigeren Praeparaten, welche die Verhältnisse noch im Werden zeigen, kann man sich durch Lufteinblasen in die Allantois in der Richtung gegen ihre Enden zu recht leicht überzeugen, dass sich ihre im Absterben begriffenen Zipfel aufblähen. Sie sind aber jedes Mal, wie ich mich wiederholt überzeugen konnte, vom amniogenen Chorion überzogen. Lässt man die Luft dann aus der Allantois wieder austreten, bläst solche aber zwischen Allantois und amniogenes Chorion, was zur Zeit, in der beide noch nicht verwachsen sind, unter den nöthigen Cautelen leicht geschehen kann, so blähen sich die gefalteten Zipfel des amniogenen Chorions über den von ihnen umscheideten Allantoisenden auf. Ein nachträgliches Durchwachsen der schon abgestorbenen oder im Absterben begriffenen Allantoisenden durch das amniogene Chorion wird aber wohl Niemand behaupten wollen. Eine solche Meinung würde auch endgültig dadurch widerlegt, dass man auf der Oberfläche der abgestorbenen Eizipfel noch sehr lange Zeit, etwa bis zur Mitte der Trächtigkeit, Epithel, das ja nur dem amniogenen Chorion angehören kann, findet. Später freilich ist dasselbe beim Auslösen der Eier immer der Gefahr des Abstreifens ausgesetzt und dann liegt die nackte Bindegewebslage des amniogenen Chorions und der mit ihr verwachsenen Allantoiszipfel vor, ein Verhalten, das die oben angeführte irrthümliche Meinung von einem Durchwachsen der Allantois durch das amniogene Chorion hindurch veranlasst haben mag.

Anhang.

Vom 15. Tage nach der Begattung ab findet man in Quer- und Längsschnitten durch den noch nischenförmigen Vorder- oder Hinterdarm eine

Digitized by Google

Menge wechselnd grosser, theils solider, theils hohler mit dem Darmentoblast zusammenhängender Zellsprossen, die, namentlich auch im Bereiche des Chordaentoblastes auffallend, bald schief, bald radiär zur Darmlichtung gestellt, in Figg. 53 und 54 Taf. XI meiner ersten Abhandlung abgebildet sind. Auch am Dottersackentoblast fallen solche Verdickungen und Sprossen, aber meist in geringerer Zahl und Grösse auf und erinnern an die von Kupffer (25) gegebenen Bilder des Paraderms bei Reptilien.

Verfolgt man nun das weitere Schicksal dieser Bildungen beim Schafe, so ergiebt sich, dass dieselben zum Theile bei weiterer Spannung der Epitheltapete, aus der sie hervorgegangen sind, wieder verstreichen können, weitaus zum grösseren Theile aber werden sie abgeschnürt und liegen nun frei in der Darm- oder Nabelblasenhöhle.

Man vermisst solche abgeschnürte Zellconglomerate fast bei keinem Embryo zwischen dem 16. bis 19. Tage und kann sich, obgleich ihre Menge mancherlei individuellen Schwankungen zu unterliegen scheint, davon überzeugen, dass sie nach Ausbildung der Allantois auch in deren Höhle hineingelangen (Fig. 11 Taf. III). Eine Entstehung in loco, das heisst durch Abschnürung vom Allantoisepithel, findet nicht statt. Bei dem raschen Wachsthum der Allantois hat deren Epithelbelag nicht Zeit noch Sprossen und Falten zu bilden, sondern hat vollauf zu thun, mit der rasch wachsenden Bindegewebsschicht auch sein Flächewachsthum in Einklang zu bringen.

Dass diese abgeschnürten, übrigens auch bei anderen Säugertypen in wechselnder Menge sich findenden Zellsprossen einer regressiven Metamorphose entgegengehen wird durch ihre weitere Verfolgung erhärtet, welche ergiebt, dass dieselben unter Quellung und Conglutinirung der Zellkörper, unter Auftreten von, wie es scheint, mit Flüssigkeit erfüllten Vacuolen in denselben, sowie unter Kernzerschnürung und tropfenförmiger Confluenz des Chromatingerüstes allmählich aufgelöst, ja man darf wohl sagen verdaut werden (Fig. 14 Taf. III). Vielfach findet man nämlich die in Auflösung begriffenen Zellen durch ein feines Gerinnsel zusammengebacken, dessen Fäden bis zum distalen Ende der Darmepithelien verfolgbar, nichts anderes als coagulirtes Secret der Darmzellen sind. Dass es sich um wirkliche Secretion und nicht um ein durch mangelhafte Fixirung des Präparates bedingtes Artefact handelt geht daraus hervor, dass nur an den Darmzellen und da und dort an den Epithelien des Cöloms um die angegebene Zeit der Entwickelung solche Secretfäden nachweisbar sind, während im Falle schlechter Conservirung doch auch die saftigen Zellen anderer Organe, z. B. des Medullarrohres ähnliche Bilder liefern müssten, was aber nicht der Fall ist.

Nach dem 19. Tage habe ich, soweit meine Untersuchungen einstweilen gediehen sind, wohl manchmal Secret, aber niemals mehr abgeschnürte und in Auflösung begriffene Zellen im Darme gefunden.

Digitized by Google

Auch im Bereiche des Vorderdarmes findet man vielfach solche abgeschnürte Zellconglomerate, so namentlich gelegentlich des Durchbruches der primitiven Rachenhaut, ferner aber auch vom Entoblast des Vorderdarmes abgeschnürt in wechselnden Mengen (siehe Fig. 23 Taf. IV).

Es wäre der Mühe werth, auf diese Verhältnisse gelegentlich der Untersuchung anderer Säugethiertypen einmal die Aufmerksamkeit zu richten.

Gastrulaleiste und Gastrularinne.

Aus den Furchungszellen bilden sich die beiden primären Keimschichten, der Ecto- und Entoblast. Eine Rauber'sche Deckschicht habe ich an den mir vorliegenden Entwickelungsstadien beim Schafe auch nicht andeutungsweise finden können. So besteht die Keimblase zwischen 12. und 13. Tage nur aus zwei wohlbegrenzten Blättern, nirgends finden sich Spuren einer Nachfurchung, nirgends freie Zellen in derselben. Der doppelschichtige Keim wird sehr bald nach Anlage des Schildes dreischichtig. Die Zellen des zwischen den beiden prämären Keimschichten auftretenden Mittelkeimes entstammen zum Theil dem Ectoblast, vom Primitivstreifen her, zum Theil im Bereiche des Darmentoblastwalles dem Entoblast. Da der Mittelkeim weder eine einheitliche Bildung bezüglich der Herkunft seiner Zellen noch bezüglich seines histologischen Baues ist, werde ich denselben nur im topographischen Sinne als „Mesoblast“ bezeichnen, ohne ihm den Werth eines „Keimblattes“ im Hertwig'schen Sinne zuzuerkennen.[1]

In der ersten Mittheilung über die Entwickelung der Wiederkäuer habe ich die Entstehung des Primitivstreifes und der Primitivrinne, sowie die Bildung des Mittelkeimes geschildert und mich dabei einer Reihe von Bezeichnungen bedient, die weder in histologischer noch vergleichend embryologischer Hinsicht etwas präjudicirten. Ich habe mich schon in einer weiteren Mittheilung (26) bezüglich dieser Bezeichnungen den gegenwärtig gebräuchlichen gegenüber auseinandergesetzt, muss aber im Interesse des Zusammenhanges der folgenden Schilderung noch einmal kurz auf meine schon gemachten Bemerkungen zurückkommen.

Am 12. Tage nach der Begattung entsteht, etwas excentrisch von der Schildmitte und näher dem caudalen Ende desselben, in dem noch zweischichtigen Schilde eine kleine knotenförmige Ectoblastverdickung, die zunächst die dorsale Fläche des Entoblastes noch nicht erreicht, der Primitivknoten. Nachträglich verlöthet dessen convexe untere Fläche mit dem

[1] Wirklich epithelial ist übrigens um diese Zeit nur der aus cylindrischen oder cubischen Zellen bestehende Ectoblast. Der Entoblast zeigt dagegen (siehe S. 40) noch einen nichts weniger als epithelialen Bau.


Digitized by Google

Entoblast. Ueber dem Primitivknoten findet sich eine Ectoblasteinstülpung, die Primitivgrube. Durch die sagittal- und caudalwärts vom Primitivknoten aus in linearer Richtung weiterschreitende leistenförmige Verdickung des Ectoblastes bildet sich der beim Schafe in craniocaudaler Richtung wachsende Primitivstreif, auf dessen Oberfläche sich die ursprünglich rundliche Primitivgrube zu der ebenfalls in craniocaudaler Richtung weitergreifenden Primitivrinne umgestaltet, während die Verlöthung des Primitivstreifes mit dem Ectoblast stets etwas vor dem caudalen Primitivrinnenende Platz greift. (Siehe die Figg. 14, 15, 36, 38, 39, 40, 41, sowie die Querschnittsbilder Figg. 13, 19, 20, 21, 24, 27, 28 und 29 der 1. Abhandlung.)

Die Uebereinstimmung in der Bildung des Primitivknotens und der Primitivgrube beim Schafe mit der zuerst von Kupffer (25) beschriebenen Anlage des knotenförmigen „Primitivstreifes" und der sich auf ihm vollziehenden Einbuchtung bei gewissen Reptilien ist frappant. Ich schliesse mich denn auch der Deutung Kupffers, der in den geschilderten Vorgängen eine Gastrulation sieht, bezüglich der homologen Vorgänge bei den Säugern vollkommen an und stelle mich somit auf die Seite derjenigen Embryologen, die in der Primitivrinne den spaltförmig ausgezogenen Urmund und die Gastrulahöhle, in den Primitivfalten die Urmundlippen und in dem ursprünglich rein epithelialen Primitivstreifen, die aus invaginirtem Ectoblast bestehende verdickte Wand der reducirten Gastrulahöhle sehen, und nenne deshalb die Primitivrinne, fernerhin Gastrularinne, den Primitivstreifen, nach Fleischmanns (27) Vorgang, die Gastrulaleiste.

Da wir jetzt durch die Untersuchungen von Haacke und Caldwell wissen, dass das Säugethierei, wie Häckel zuerst vermuthete, ursprünglich einen grossen Nahrungsdotter gleich dem Reptilienei thatsächlich besass, liegt es nahe, auch an dessen modificirenden und reducirenden Einfluss auf den Gastrulationsprocess zu denken.

Deutet man die Primitivrinne als Gastrulahöhle + Urmund, dann muss man aber auch consequenterweise, wie Kupffer dies thut, aus vergleichend embryologischen Gründen die eingestülpte und verdickte epitheliale Wand derselben, die Gastrulaleiste, als Urentoderm oder Entoblast bezeichnen, dem dann die schon früher vorhandene und gewöhnlich als „Entoblast" schlechtweg bekannte Keimschichte als „Paraderm" Kupffers oder als Dotterentoblast im Hinblick auf die homologe Bildung in den meroblastischen Eiern der unter den Säugern stehenden Amnioten gegenüberzustellen ist.[1] Ich habe in meiner ersten Mittheilung betont, dass man an dem Dotter-

[1] Die frühe, beim Schafe noch vor dem Eintritt der Gastrulation vollständige Ausbildung desselben, darf wohl auf den Mangel an Nahrungsdotter und die damit gegebene Möglichkeit rascher und completer Furchung zurückgeführt werden.

Digitized by Google

entoblast schon sehr früh, den unter dem Schilde gelegenen, durch die mehr rundliche oder zungenförmige Form seiner dichter gedrängt stehenden, später ein schönes Cylinderepithel bildenden Zellen characterisirten Darm-entoblast von dem den Dottersack auskleidenden, aus flachen stern- oder spindelförmigen durch Commissuren verbundenen Zellen gebildeten netzförmigen Dottersackentoblast unterscheiden kann, Bezeichnungen, die wie „Entoblast" schlechthin für die ganze Paradermschichte beibehalten werden können, wenn man sich über das Verhältniss dieser Keimschicht, dem durch die Gastrulation gelieferten Urentoderm gegenüber in vergleichend embryologischer Hinsicht klar geworden ist.

Weitere Untersuchungen über die Bildung der Gastrulaleiste und der Gastrularinne an anderen Säugertypen können möglicherweise sowohl bezüglich des Ortes der ersten Anlage, als auch bezüglich der Wachsthumsrichtungen beider Bildungen und im Verhältniss des zeitlichen Auftretens des Gastrulationsvorganges zur jeweiligen Ausbildung des Dotterentoblastes Abweichungen von meinem Objecte ergeben. Wir wissen ja schon durch v. Kölliker (28), dass beim Kaninchen (und auch beim Hühnchen) die Bildung der Gastrulaleiste in proximaler Richtung, ehe noch der Dotterentoblast bis zum Gegenpol reicht, stattfindet, während Gasser (29) mehrfach für die in craniocaudaler Richtung stattfindende Anlage der Gastrulaleiste und Gastrularinne eintritt. Aber auch für den Fall des Bestehens solcher Abweichungen vermag ich mit Rücksicht auf die bei der Gastrulation der Wirbelthiere überhaupt auftretenden Variationen und die bei der Entwickelung der Säugethiere, soweit wir sie bis jetzt kennen, schon sehr beträchtlichen Abweichungen bei den einzelnen Typen untereinander einen stichhaltigen Gegengrund gegen die Auffassung der Primitivrinne als rudimentäre Gastrulahöhle nicht zu finden. Mag die Gastrulaleiste von vorne nach hinten oder von hinten nach vorne wachsend sich anlegen, das Endresultat wird immer das gleiche sein: ein rinnenförmiger von eingestülptem Ectoblast umschlossener Urmund, dessen vorderes und dessen caudales Ende entweder in einem gewissen Entwickelungsstadium gleichzeitig — wie z. B. beim Kaninchen — oder nach einander, wie beim Schafe von dem knotenförmig verdickten vorderen oder hinteren Rande des Urmundes begrenzt werden. Stets beginnt die Bildung der Chorda, der Medullarrinne und der Ursegmente vor dem Urmunde; vielfach können sich im vorderen und hinteren Ende desselben Canäle oder Canalrudimente finden.

In Anbetracht dessen, dass sich, soweit bis jetzt die Verhältnisse zu übersehen sind, bei gewissen Thieren zuerst ein hinterer Knoten oder Endwulst, bei anderen aber der am cranialen Ende der Gastrulaleiste befindliche Hensen'sche oder mein Primitivknoten zuerst anlegt, ist es vielleicht gut, einfach von Kopfknoten und Endwulst (Endknospe Kupffers, Schwanz-

Digitized by Google

knoten Fleischmanns) zu reden, da diese Bezeichnungen nichts über die Zeit des Auftretens der beiden Bildungen präjudiciren.

An meinem Objecte fand ich die Oberfläche des relativ noch kleinen Kopfknotens schon mit einer seichten Einstülpung versehen. Die Knotenbildung war also möglicherweise eine Folge der Einstülpung. Doch kann letztere ausnahmsweise, ja auch erst nachträglich auf dem ursprünglich soliden Knoten und der Gastrulaleiste Platz greifen, wie aus der Serie von Embryo VI Fig. 20 Taf. IX der ersten Abhandlung wahrscheinlich wird. Die Gastrularinne ist in der ganzen Serie noch nicht angelegt, bei anderen älteren Embryonen aber vermisste ich sie niemals, wenn gleich ihre Breite, Tiefe und Länge ziemlich beträchtlichen Schwankungen unterliegt. Darin aber, dass sie erst nachträglich auf dem soliden Knoten oder Streifen sich bildet, kann ich ebensowenig wie Kupffer einen stichhaltigen Einwand gegen die gegebene Auffassung erblicken, denn wir haben der Beispiele genug, dass sich ganz homologe Bildungen das eine Mal durch Einstülpung von vorne herein hohl anlegen, während sie das andere Mal, ursprünglich solide, erst nachträglich ihre Höhlung oder Lichtung bekommen. Ferner vollzieht sich ja der Regel nach von dem Augenblicke an, wo einmal der Knoten und die Grube auf ihm da sind, gleichzeitig mit der axialen Verlängerung des Knotens zur Leiste auch die Umwandlung der Grube zur Rinne.

Während durch die weitere axiale Verdickung des Ectoblastes in caudaler Richtung der Knoten zur Gastrulaleiste wird, verlöthet die untere Fläche ebenfalls in craniocaudaler Richtung mit dem Darmentoblast. Letzterer bleibt jedoch durch die scharfe Abgrenzung seiner Zellen und ihre meist intensivere Tinction als selbständige Lage erkennbar. Nun hängen also im Bereiche des Knotens und der Gastrulaleiste alle in der Axe des Embryo gelegenen Zellen der beiden primären Keimblätter und des Mesoblasts unter einander zusammen. Dafür, dass dem Knoten oder der Gastrulaleiste vom Entoblast her durch Theilung oder Ausschaltung der Entoblastzellen Zuwachs geliefert werde, finde ich, auch nach erneuter Revision meiner Schnittserien, ebensowenig Anhaltspunkte wie v. Kölliker (30) beim Kaninchen. Die mühsame Controle der im Bereiche der Gastrulaleiste im Darmentoblast in Betracht kommenden gleichen Tochterfiguren ergab stets, dass die Theilungsebene senkrecht auf der Entoblastfläche stand, dass die Theilungsproducte somit nur zur Flächenvergrösserung des Darmentoblasts, nicht aber zur Vermehrung der Zellen der Gastrulaleiste dienten. Letztere besteht durchweg aus epithelialen, fest zusammengepressten rundlichen oder polygonalen Zellen mit dichtstehenden, vielfach in Theilung begriffenen Kernen und verliert sich in caudaler Richtung, nachdem sie sich vorher etwa zu fünf bis sechs Zellenlagen verdickt

Digitized by Google

hat, flach auslaufend und mit allmählicher Verwischung ihres epithelialen Baues, ohne irgend welche scharfe Grenze in das inzwischen aufgetretene und als peripherer Mesoblast von mir beschriebene lockere Mesenchym. Ein Endwulst existirt also bis zur vollen Längenentwickelung der Gastrulaleiste des Schafes — am 15. bis 16. Tage — noch nicht (s. Figg. 50, 51, 52 und 55, Taf. XI der ersten Mittheilung).

Als eine weitere Stütze für die Auffassung der Primitivrinne als reducirte Gastrulahöhle wurde stets geltend gemacht, dass von der eingestülpten Gastrulawand aus, und zwar, wie ich beifügen will, in In- und Extensität parallel der Längenentwickelung derselben, Mittelkeim producirt wird. Ich komme somit zur Besprechung des Mittelkeimes, den ich seiner histologischen Structur nach mit Ausnahme der Gastrulaleiste als Mesenchym, dem Ort seiner Entstehung nach als aus zwei verschiedenen Keimschichten stammend, geschildert habe.

Ein Theil des

Mesenchyms

wird von den Flanken der ursprünglich rein epithelialen Gastrulaleiste und dem Rande ihres cranialen Knotens mit Ausnahme von dessen vorderster Peripherie dadurch gebildet, dass Zellen aus dem Verbande der Epithelien sich ausschalten und zuerst vereinzelt, später etwas zahlreicher in den zwischen den beiden Grenzblättern befindlichen spaltförmigen Rest der Furchungshöhle, wie aus ihren wechselnden Formen wahrscheinlich wird, activ und in centrifugaler Richtung einwandern und sich hier rasch durch Theilung vermehren.

Ich habe die Gastrulaleiste und ihr knotenförmig verdicktes craniales Ende inclusive das zuerst sehr spärliche mit ihren Flanken zusammenhängende Mesenchym topographisch als axialen Mesoblast dem ringförmig in der Peripherie des Schildes nur vom Entoblast her wahrscheinlich gleichzeitig mit dem axialen Mesoblast entstehenden Mesenchym oder dem peripheren Mesoblast gegenüber gestellt, gegen dessen Bezeichnung als Randkeim oder Acroblast (Kollmann) ich nichts einzuwenden habe, wenn man damit, wie ich es thue, nur den Ort der ersten Entstehung dieses Mesenchymtheiles vom Entoblast her, rings um den Embryo herum, nicht aber im Kollmann'schen Sinne (31), zugleich seine histologische Sonderstellung als specifischer Bindegewebsblutkeim verbinden will (32). Denn Mesenchym wird ja auch von der Gastrulaleiste her producirt und verschmilzt allmählich mit den centripetal unter den Schild hereinwandernden Zellen des peripheren Mesoblasts, während sich zugleich die ganze Darmentoblastoberfläche mit Ausnahme eines kleinen, rundlichen, vor dem Knoten in der Kopfregion des Schildes gelegenen Bezirkes — des

Digitized by Google

mesoblastfreien Bezirkes — in den später der Kopffortsatz vom Knoten aus einwächst, ebenfalls an der Mesenchymproduction betheiligt. So kommt es, wie die Figg. 19, 20, 21, 27, 28, 29, 32, 34, 53, 54 meiner ersten Mittheilung zeigen, allmählich gegen den 16. Tag zur Bildung eines, mit Ausnahme der epithelialen Gastrulaleiste und des zu dieser Zeit sich bildenden Kopffortsatzes (s. Figg. 59, 60, 61) nur aus locker geschichteten Mesenchymzellen bestehenden, gegen den caudalen Schildrand zu etwas verdickten Füllgewebes, an dessen Peripherie unter dem Schildrande, noch ehe das Mesenchym eine zusammenhängende Schicht formirt, schon die Bildung des

Cöloms

aus einzelnen, zuerst getrennt auftretenden, nachträglich aber zu einer Höhle confluirenden Lücken stattfindet.

Das im Mesoblasthofe gelegene Cölom umgiebt dann in Gestalt eines etwa ringförmigen Canales den Schild und wurde wegen seiner Lage peripher vom Embryo als Keimblasencölom bezeichnet. Während seine proximale Grenze einstweilen am Schildrande Halt macht, rückt seine periphere Grenze, wie schon gelegentlich der Amniosbildung beschrieben wurde, rasch in centrifugaler Richtung weiter und trennt im Verlaufe des 15. Tages den Dottersack vom amniogenen Chorion vollständig ab (s. die Figg. 27, 28, 45 der ersten Abhandlung und die Figg. 2, 3, 4 und 5, Taf. VI dieser Arbeit).

Die grössere Geräumigkeit des Cöloms vor dem Kopfe und hinter dem Caudalende des Schildes macht es wahrscheinlich, dass die Cölombildung an den besagten Stellen beginnt. Diese Wahrscheinlichkeit wird zur Gewissheit dadurch, dass sich bei Embryo XI (Taf. IX der ersten Abhandlung) die bogenförmigen Cölomanlagen vor und hinter dem Schilde rechts und links vom Schilde eben in Communication setzen, während in Serie X das Cölom an dieser Stelle noch nicht continuirlich ist. In Querschnitten durch die Mitte des Schildes, etwas hinter dem Knoten, fehlt nämlich das Cölom entweder noch gänzlich oder es tritt nur auf einer Seite (Figg. 29 und 30, Taf. X der ersten Abhandlung) auf und ist noch sehr klein. Rechts und links vor dem Knoten dagegen ist die Cölombildung beträchtlich weiter gediehen.

Die Geräumigkeit der Lücken nimmt cranialwärts und caudalwärts vom Schilde rasch zu und dementsprechend auch das sie begrenzende Mesenchym.

Dies Verhältniss spricht meiner Meinung nach ebenfalls für die selbständige Entstehung des peripheren Mesoblasts, unabhängig von der Gastrulaleiste, vom Entoblast her. Es wäre doch im höchsten Grade frappant,

Digitized by Google

wenn das Cölom in dem jüngsten Theile der nach der Auffassung gewisser Autoren bogenförmig, rechts und links nur von der Gastrulaleiste aus nach vorne gewachsenen Mesoblastflügel, an der Stelle ihrer Vereinigung vor dem Schild die grösste Entwickelung zeigen sollte, während gleichzeitig rechts und links vom Schilde in dem nur aus ganz spärlichen Zellen bestehenden, ja man kann fast sagen, unterbrochenen Mesenchym noch jede Cölombildung fehlt.

Während des peripheren Weitergreifens des Keimblasencöloms bleibt der Mesenchym producirende Entoblastwall dicht unter dem Schildrande liegen. Der das Keimblasencölom begrenzende einschichtige parietale und viscerale Mesoblast besteht zuerst aus im Querschnitte spindelförmigen Zellen, die an der Peripherie des Cöloms entweder durch eine einzige Zelle oder einen Schlusszellenstrang verbunden sind (Figg. 43, 44, 45 und 46 der ersten Abhandlung).

Zuerst von den epithelialen Keimschichten scharf getrennt, heften sie sich bald durch Ausläufer an den Ectoblast und Dottersackentoblast fest und bilden die ersten Gefässanlagen auf dem Dottersack. (Siehe die Figg. 53 und 54, Taf. XI der ersten Abhandlung und der Fig. 9 Taf. IV und Fig. 7, Taf. V dieser Abhandlung.)

Kurz vor dem Auftreten der Ursegmente besteht der Mesoblast im Bereiche des Schildes aus einem noch locker gefügten, nun in der ganzen Ausdehnung der Gastrulaleiste mit deren Flanken und den Seitenrändern des Kopfknotens zusammenhängenden, nach hinten etwas dichteren und auf etwa fünf bis sechs Schichten verdickten Gewebe von rundlichen und verästelten Zellen, in dem noch keine Spur eines Embryonalcöloms angedeutet ist. (Fig. 55, Taf. XI der ersten Abhdlg.) Vor dem Knoten ist das Mesenchym durch den epithelialen Kopffortsatz in zwei Theile geschieden. Wenn dieser, wie bei XIX, Fig. 62, Taf. XI der ersten Abhandlung dem Darmentoblast eingeschaltet ist, trennt der der Dorsalfläche des Kopffortsatzes aufliegende Boden der Medullarfurche das Mesenchym in zwei Seitentheile. Die embryonale Grenze des Keimblasencöloms wird durch die bei der Allantoisausbildung schon berührten beiden lateralen Cölomnischen und den cranialen und caudalen Cölombogen markirt. Siehe die S. 24 im Text befindliche Figur.

Gleichzeitig mit der beginnenden Segmentirung des Embryo dicht vor dem Kopfknoten beginnt auch die Cölombildung im Embryonalkörper. Man hat an dem Embryonalcölom zu unterscheiden:

1. die im Gebiete der Parietalzone sich ausbildende Pleuropericardial- und die Peritonealhöhle und weiter

2. die im Gebiete der Stammzone sich bildenden Ursegmenthöhlen.

Digitized by Google

Sämmtliche Höhlensysteme entstehen durch Spaltbildung, durch Auseinanderweichen der Zellen eines um diese Zeit mehr oder weniger compacten Mesenchyms. Der Darmentoblast betheiligt sich in keiner Weise (etwa durch Divertikelbildung) an der Cölomanlage.

Die ersten im Embryo und zwar in dessen Parietalzone auftretenden Spalten leiten die Bildung der Pleuropericardialhöhle ein.

Bei den Embryonen XX und XX a mit je zwei Paar Ursegmenten ist die Mesenchymstructur des Mesoblasts im Kopfgebiete (siehe auch die Figg. 1—9, Taf. IV von dem älteren Embryo XXIII) wegen des lockeren Gefüges der betreffenden Zellen deutlicher als in der noch unsegmentirten Hinterleibsregion, in welcher die Zellen dichter gedrängt liegen. Dieser Gegensatz zwischen der Kopf- und Caudalregion des Embryo erhält sich bis kurz vor dem Auftreten der Knorpelsegmente.

Die Anlage der Ursegmente leitet sich durch eine radiäre Stellung der spindelförmigen Mesenchymzellen um das Centrum des späteren Segmentes ein, das sich durch diese radiäre Anordnung seiner Zellen auch alsbald gegen die Seitenplatten und gegen das vor und hinter ihm gelegene noch unsegmentirte Mesenchym abzugrenzen beginnt. (Siehe die Fig. 15, Taf. III, die diesen Vorgang an dem ersten Segment von Embryo XXII veranschaulicht.)

Etwa in der Mitte des vor den sich abgliedernden Ursegmenten gelegenen Embryonalgebietes tritt eine Aenderung in der Stellung der Kerne der Mesenchymzellen im Gebiete der Seitenplatten dadurch auf, dass erstere in grösserer Ausdehnung in dorsaler und ventraler Richtung auseinanderweichend einen hellen, kernlosen, querverlaufenden Streifen begrenzen, der eine zweischichtige dorsale, von einer drei- bis vierschichtigen ventralen Mesenchymlage trennt und in dessen Bereiche alsbald durch Auseinanderweichen der Zellen, wie es scheint, unter theilweiser Flüssigkeitsausscheidung die ersten Anfänge der bei äusserlicher Betrachtung noch nicht sichtbaren Pleuropericardialhöhle zu bemerken sind. Die Theilungsebenen der die Spalten begrenzenden und in reger Vermehrung befindlichen Zellen stehen vorwiegend senkrecht zu den transversal verlaufenden Spaltbildungen. Die Spalten treten rechts und links von der Stammzone in sagittaler und transversaler Richtung zuerst discontinuirlich aber nicht metamer auf. Es entstehen so neben und vor einander gelegene Spältchen von wechselnder Grösse gleichzeitig und setzen sich weitergreifend unter Lösung der sie trennenden Mesenchymbrücken allmählich mit einander in Höhlencommunication. Fig. 5, Taf. V zeigt diese Vorgänge in der Gegend des dritten Segmentes bei dem schon älteren Embryo XXIII.

So wird in relativ kurzer Zeit eine Höhle von grösserer Ausdehnung geschaffen. In den beiden angezogenen Embryonen XX und XX a be-

Digitized by Google

schränkt sich der ganze Process noch auf das rechts und links vor den Segmenten gelegene Gebiet der Parietalzone. Die Spalten sind noch eng, nehmen aber gegen die laterale Convexität der Kopfplatten in dorsoventraler Richtung etwas an Geräumigkeit zu, um solche in dem bogenförmig den vorderen Rand der Kopfplatten umgreifenden Theil der Parietalzone rasch zu reduciren.

Die beiden hinteren Segmente der Embryonen XX und XX a zeigen schon ein helles Centrum, die beiden vorderen bestehen noch ganz aus gleichmässig und locker angeordneten Mesenchymzellen und sind noch solid. Im Bereiche der Segmente fehlen in den Seitenplatten noch Spaltbildungen; es sind nur ihre Vorläufer, die hellen Streifen, bemerkbar. Hinter dem segmentirten Gebiete ist der ganze Embryo noch solid.

Durch den Hand in Hand mit der raschen Abschnürung des Kopfes und der geringen Entwickelung des Dottersackes gehenden frühen Verschluss des Vorderdarmes werden sich die ursprünglich rechts und links vom Kopfe gelegenen seitlichen Schenkel, der von Anfang an — wie dies Hensen (34) zuerst für Embryonen des Kaninchens mit ebenfalls zwei Ursegmenten abbildete — in Hufeisenform den Kopf umgebenden Pleuropericardialhöhle rasch genähert werden müssen. Sie kommen dann ventral vom Kopfe zu liegen und ihre respectiven ursprünglich ventral, dann aber medialwärts verlagerten, vom Darmentoblast überzogenen Böden verwachsen rasch mit einander (siehe die Figg. 2—5 Taf. IV von Embryo XXIII). Diese Figuren zeigen auch, dass die Lösung der Gewebsbrücke, welche die einzelnen schliesslich zu einer Höhle confluirenden Spalten trennen, einige Zeit dauert, denn sie ist in dem in sechs Ursegmente gegliederten Embryo XXIII noch nicht beendet.

In Fig. 3 sind rechts und links von der Schlundrinne drei rundliche Lücken noch durch Mesenchymbrücken von einander getrennt. Einen Schnitt weiter hinten (Fig. 4) haben sie sich jederseits zu einer einfachen Höhle vereinigt.

Die der Längsschnittserie durch Embryo XXI entnommenen Abbildungen Figg. 16—20, Taf. III, illustriren die Bildung der Pleuropericardialhöhle ebenfalls und führen zugleich den stricten Beweis für ihre Hufeisenform, an der man die beiden lateralen, spindelförmig aufgetriebenen Schenkel und das engere bogenförmige Verbindungsstück zwischen beiden Schenkeln — Figg. 16 und 20 — unterscheiden kann. Mit fortschreitender Segmentirung vergrössert sich auch die Pleuropericardialhöhle sowohl im dorsoventralen als sagittalen Durchmesser und stellt dann einen nun, auch theilweise äusserlich deutlichen, spindelförmigen, bis zum 5. Segmente reichenden Schlauch dar.

Die Vergrösserung in caudaler Richtung geschieht, wie aus Fig. 5 Taf. V ersichtlich, wieder durch Confluenz ursprünglich isolirt auftretender

Digitized by Google

Spalten, dabei bleibt aber die ganze Höhle an ihrer peripheren Seite allseitig durch eine persistente Mesenchymbrücke vom Keimblasencölom getrennt (siehe die Figg. 16—20 Taf. III und 1—7 Taf. IV, sowie Fig. 7 Taf. V M B_1). Diese Figuren zeigen auch, dass sich das ursprünglich doppelschichtige Dach der Pleuropericardialhöhle sehr rasch auf eine einfache Schichte höchstens alternirend gestellter Zellen reducirt hat, während der Boden derselben noch seine ursprüngliche Mächtigkeit beibehält. Das erstere, der spätere Herzbeutel, kann schon jetzt als Pericardialplatte (dorsale Parietalplatte, His) dem dickeren Boden oder der Herzplatte (ventrale Parietalplatte oder cardiogene Platte, His [35]) gegenüber gestellt werden.

Selbstständig, aber gleichzeitig, mit dem caudalen Weitergreifen der Spaltbildungen im Bereiche des segmentirten Embryonaltheiles vollzieht sich auch die Bildung der Ursegmenthöhlen.

In den Ursegmenten tritt sehr rasch nach ihrer Abgliederung, also immer an den ältesten zuerst, ein helles Centrum dadurch auf, dass die Kerne der Mesenchymzellen in derselben Weise wie bei der Bildung der Pleuropericardialhöhle etwas auseinander rücken. Das Ursegment besteht dann aus einer kernreichen Rinde und einem kleinen, hellen, kernlosen Centrum, in welchem alsbald, dadurch, dass die Mesenchymzellen ihre dem Centrum des Segmentes zugekehrten Enden zurückziehen, die rasch an Grösse zunehmende Ursegmenthöhle auftritt, während die Enden der sie begrenzenden Zellen Cylinderform annehmen und sich schärfer contouriren. Im Uebrigen besitzt das Segment noch Mesenchymbau (siehe die Figg. 20 Taf. III, 5 Taf. V und 7 und 17 Taf. IV).

Während sich die Ursegmenthöhle bildet, vergrössert sich — ich bitte die bei derselben Vergrösserung gezeichneten Figg. 15, Taf. III und 5, Taf. V vom ersten und dritten Segmente des Embryo XXII zu vergleichen — das ganze Segment unter regster Zellvermehrung.

Die Theilungsebenen der zahlreichen die Ursegmenthöhle begrenzenden Zellen sind vorwiegend senkrecht zur Höhlenwand orientirt, nur wenige stehen mit der Wandfläche parallel und liefern als Theilungsproducte einen Theil der zuerst nur in sehr spärlichen Exemplaren, später durch selbständige Vermehrung rasch die Segmenthöhle erfüllenden Zellen, die ich Centralzellen der Ursegmente nennen will.

Soviel ich zu ermitteln im Stande war, werden dieselben vorwiegend von den Zellen der medialen und cranialen Segmentwand und zwar nicht allein durch Theilung, sondern auch durch einfache Ausschaltung geliefert. Sie gleichen, ursprünglich geschwänzt oder rundlich, später in Form und Grösse ganz den Mesenchymzellen, welche den noch ungegliederten Mesoblast aufbauen.

Digitized by Google

Schon nach der Abgliederung von fünf Segmenten beginnt sich die Structur der Segmentwand zu ändern. Die dorsale und mediale Region derselben wird, theilweise vielleicht durch Einziehen der Zellfortsätze, wahrscheinlich aber auch durch den in Folge der starken Zellvermehrung bedingten Seitendruck der Zellen auf einander und später auch noch dadurch, dass das stark vergrösserte Segment an seine Umgebung, die Medullarfurche und den Ectoblast stärker angepresst wird, epithelioid. Fig. 5 Taf. V zeigt die ersten Anfänge, Fig. 19 Taf. IV die volle Ausbildung dieser Veränderung. Der Grad der beschriebenen Umbildungen der Segmente giebt, wenigstens zu einer gewissen Zeit, wenn noch wenig Ursegmente abgegliedert sind, einen Maassstab für deren ungefähres Alter. Die ältesten zeigen immer die ausgeprägteste Differenzirung. So ist beispielsweise in Embryo XXII das dritte Segment das grösste und zeigt die zunehmende Ausbildung seiner Segmenthöhle, Centralzellen und die beginnende epithelioide Umwandlung wenigstens eines Theiles der dorsomedialen Segmentwand. Segment vier und fünf sind noch solid, mesenchymatös. Segment zwei zeigt eben beginnende Höhlenbildung, Segment eins (Taf. III Fig. 15) ist eben erst in Abgliederung begriffen.

Während in den Embryonen XXII, XXIII und XXIII b dieser zur Bildung der Pleuropericardialhöhle und der Segmenthöhlen führenden Vorgänge leitet sich auch die Anlage der Peritonealhöhle, aber in einer von der Bildung der Pleuropericardialhöhle etwas abweichenden Weise ein, in so ferne im Bereiche des fünften und sechsten Segmentes der Anstoss zu ihrer Anlage durch isolirte in den Seitenplatten auftretende Spaltbildungen fast ganz zurücktritt gegen einen medial in den Embryonalleib gerichteten Vorstoss der lateralen Cölomnische. Diese fängt nämlich an, sich sowohl im Bereiche der beiden genannten Segmente, als auch im noch unsegmentirten Embryonalgebiet wesentlich zu vertiefen (siehe die Fig. 21 Taf. III von Embryo XXII, Fig. 8 Taf. IV von Embryo XXIII) und leitet so auch ihrerseits eine Spaltung der Seitenplatten ein. Während aber bei den in Rede stehenden Embryonen die ganze Pleuropericardialhöhle peripher durch die schon erwähnte Mesenchymbrücke abgeschlossen ist und nur caudalwärts mit der Peritonealhöhle sich jederseits in Communication setzt, muss dem Gesagten zu Folge zwischen Peritonealhöhle und Keimblasencölom von Anfang an Communication stattfinden.

Caudalwärts verflacht sich dann die Peritonealhöhle (siehe die Figg. 18—21 Taf. II von XXII) wieder allmählich.

Die ganze im Gebiete der Segmente und hinter ihnen die Seitenplatten spaltende Peritonealhöhle ist im Gegensatze zu der wenigstens im Gebiete vor den Segmenten geräumigen Pleuropericardialhöhle und dem Keimblasen-

Digitized by Google

cölom in diesem Stadium noch eine sehr enge, dorsoventral stark comprimirte Spalte (siehe die Figg. 21, Taf. III, 8, Taf. IV).

Die Art und Weise der am fünften Segmente beginnenden und von da caudalwärts weiterschreitenden Bildung der Peritonealhöhle muss in Verbindung gebracht werden mit der ebenfalls am fünften Ursegmente beginnenden und von hier in caudaler Richtung fortschreitenden Anlage des Excretionsapparates, die cranialwärts niemals das fünfte Segment überschreitet, und die gelegentlich gesondert und für sich besprochen werden soll. Die Verschiedenheit in der Anlage beider Höhlensysteme erlaubt von vornherein ihre stricte Unterscheidung als verschiedene Abschnitte des embryonalen Cöloms.

Dieselben Verhältnisse zeigt Embryo XXIII b.— Bei den Embryonen XXIV a und b mit sieben, resp. neun Segmenten ist die Communication der Pleuropericardialhöhle nach rückwärts mit der Peritonealhöhle jederseits sehr deutlich. Durch Verwachsung der medialen Wände der Pleuropericardialhöhlenschenkel unter dem geschlossenen Vorderdarm hat sich ein Septum gebildet. Durch die alsbald in craniocaudaler Richtung platzgreifende Resorption desselben ist der die beiden Schenkel der Pleuropericardialhöhle verbindende Bogen sehr geräumig geworden (Fig. 2, Taf. IV, von XXIII). Caudalwärts von dieser Stelle haben sich die Herzplatten, resp. der sie überkleidende Entoblast im Bereiche des geschlossenen Vorderdarmes in beträchtlicher Ausdehnung vereinigt. Unter der sich nun leicht rinnig lateralwärts emporwölbenden Herzplatte beginnen sich die Endothelien zur Bildung des Endocards röhrenartig anzuordnen.

Es beginnt also die rinnige Emporwölbung der Herzplatte beim Schafe, wenn man die Zahl der Ursegmente berücksichtigt, so ziemlich zur selben Zeit, wie beim Kaninchen, aber die beiden beim Kaninchen um diese Zeit noch rechts und links von der noch weit offenen Darmrinne gelegenen Pleuropericardialhöhlenschenkel sind beim Schafe durch den schon oben berührten frühen Verschluss des Vorderdarmes bereits vereinigt, noch ehe die Bildung des Endocards und die Rinnenbildung der Herzplatte deutlich zu werden anfängt.

Mit zunehmender Ausbildung des Herzens, die ich hier nicht weiter berücksichtigen will, nimmt die Pleuropericardialhöhle, sowohl in caudaler als in dorsoventraler Richtung beträchtlich an Geräumigkeit zu. Schon vorher aber bilden sich im Bereiche der ersten vier Segmente, wahrscheinlich beeinflusst durch die Grössenzunahme des Herzens, eigenthümliche Beziehungen zwischen den Ursegmenthöhlen und der Pleuropericardialhöhle einerseits und zwischen letzterer und dem Keimblasencölom anderer-

Digitized by Google

seits aus. Die vier ersten Ursegmenthöhlen setzen sich nämlich bei den Embryonen XXIVa, b und c und XXV, vom vierten Segmente an beginnend, in cranialer Richtung unter Lösung der trennenden Mesenchymbrücke allmählich mit der Pleuropericardialhöhle in Communication. Dieser Vorgang ist im Embryo XXV (Fig. 15—17, Taf. IV) abgeschlossen und die Pleuropericardialhöhle springt jetzt im Gebiete der ersten vier Somiten segmental in die Stammzone des Embryo vor.

Nur im Bereiche des ersten kleinsten Segmentes ist der ganze Process mitunter etwas verwischt, ein Beweis dafür, dass er hier in Rückbildung begriffen ist.

Gleichzeitig mit diesen Vorgängen finden aber auch Veränderungen an der Mesenchymbrücke, welche die Pleuropericardialhöhle von dem Keimblasencölom trennt, im Gebiete der ersten vier Segmente insofern statt, als letztere durchbrochen wird und dadurch auch eine vorübergehende Communication zwischen Keimblasencölom, Pleuropericardial- und Ursegmenthöhle sich nachträglich ausbildet, wie sie bei der Cölombildung niederer Wirbelthiere im Bereiche des ganzen segmentirten Embryonalgebietes als typische Anlage von vornherein beobachtet wird.

Die Communication zwischen Pleuropericardialhöhle und Keimblasencölom ist im Bereiche des dritten und vierten Segmentes eine in allen fraglichen Embryonen continuirliche; im Bereiche des ersten und zweiten Segmentes dagegen wechselt ihr Verhalten insofern, als hier das eine Mal Communication besteht, das andere Mal nicht. Dabei variirt auch die Geräumigkeit und Zahl der einzelnen communicirenden Spalten nicht unwesentlich (s. Fig. 17, Taf. V, von Embryo XXV). Die in der Region des zweiten Segmentes durch den Schnitt getroffene Pleuropericardialhöhle öffnet sich nur rechts durch eine schmale Spalte in das Keimblasencölom, während sie links allseitig von demselben getrennt bleibt. Fig. 16 zeigt im Querschnitt durch die Gegend des dritten, Fig. 15 in einem ebensolchen durch das vierte Segment den allseitigen Zusammenhang der einzelnen Cölomregionen. Im Bereiche des dritten Segmentes wird die Herzplatte in Gestalt der venösen Herzschenkel dorsal vorgewölbt. Diese rinnenförmige Vorwölbung führt schliesslich an einer weiter caudal gelegenen Stelle zur Verwachsung des visceralen mit dem parietalen Mesoblast und damit zu einer secundären, mit der Bildung des Zwerchfelles in Zusammenhang stehenden definitiven Trennung der Pleuropericardialhöhle vom Keimblasencölom.

Hinter den ersten vier Ursegmenten sind und bleiben die Segmenthöhlen ohne Communication mit der Peritonealhöhle.

Digitized by Google

Zwischen Keimblasen- und Embryonalcölom besteht auch insofern ein gewisser Gegensatz, als ersteres aus einem Theile des zwischen Ecto- und Entoblast gelegenen Restes der Furchungshöhle hervorging, um welchen sich die Zellen des peripheren Mesoblasts unter dem Schildrande zur Wand des Cöloms ordneten (s. Fig. 28 und 30, Taf. X der ersten Abhandlung), während das Embryonalcölom durch Dehiscenz des compacten Mesenchyms, resp. der aus seiner Gliederung hervorgegangenen Theile — der Ursegmente und Seitenplatten — als ein neuer Spaltraum gebildet wird. Ohne auf die definitive Trennung der Pleuropericardialhöhle von der Peritonealhöhle einerseits und dem Keimblasencölom andererseits in Folge der Zwerchfellbildung und auf die weitere caudale Verschiebung und Ausbildung des Herzens hier näher einzugehen, möchte ich nur erwähnen, dass die Identität der ersten vier bezüglich des Verhaltens ihrer Höhlen eben beschriebenen Segmente mit den vier von Froriep (36) beim Rindsembryo entdeckten Occipitalsegmenten kaum einem Zweifel unterliegen dürfte, denn wie ein Blick auf die Figg. 10, 12, 14, 15, 16 und 18, Taf. I, lehrt, behält das vorderste Wirbelpaar von Embryo XXV ab seine definitive Lage zur dritten primitiven Hirnausbuchtung resp. zum später gebildeten Ohrgrübchen oder Bläschen bei, und ich konnte mich nicht überzeugen, dass vor den vier ersten in Fig. 10 bei Embryo XXV vorhandenen Segmenten, nachträglich noch weitere angelegt werden. Der in der Nacken-Sacrallinie 6 mm lange, in Fig. 18 abgebildete Embryo XXXIII a ist freilich um 2·7 mm kürzer, als der jüngste Embryo (I) Frorieps, was einmal durch seine stärkere ventrale Krümmung, dann aber auch zweifellos durch sein geringeres Alter bedingt ist. Ein Vergleich beider Embryonen (s. den Holzschnitt in Froriep's Arbeit, S. 73) ergiebt aber in allem Wesentlichen fast gleiche Ausbildung. Jedenfalls ist aber, wie ich aus den Serien durch zwei noch ältere Embryonen ersehe, die Abgliederung von Segmenten in der Kopfregion auf dieser Entwickelungsstufe definitiv beendet.

Ein hier noch nicht abgebildeter, etwas älterer Embryo von 21—22 Tagen deckt sich nämlich, abgesehen von einer minimalen Differenz in der Länge der den Scheitel mit dem Sacralhöcker verbindenden Linie, um die er hinter dem Froriep'schen Embryo I zurückblieb, mit letzterem in innerer und äusserer Gliederung so genau, dass ich kein Bedenken trage, die vier ersten Segmente beider Embryonen als Occipitalsegmente zu deuten und die von mir untersuchten Entwickelungsstadien derselben in ununterbrochener Reihenfolge nach rückwärts an das Entwickelungsstadium derselben bei dem Embryo I Froriep's anzuschliessen.

Eine Abweichung besteht nur insofern, als ich beim Schafe vor der ersten Halswirbelanlage nicht drei, sondern vier in nasaler Richtung an

Digitized by Google

Grösse abnehmende Muskelplatten finde, deren vorderste zu einer bestimmten Zeit sehr wohl differenzirt ist. Ob dieselbe bestehen bleibt oder sich nachträglich zurückbildet, vermag ich mit Sicherheit nicht zu sagen.

Die weiteren zur Anlage der Sceletmusculatur und des axialen Sceletes führenden

Differenzirungen an den Ursegmenten

gestalten sich folgendermaassen:

Die Höhlen der Occipitalsomiten, wie die Höhlen der caudalwärts von ihnen gelegenen Rumpfsegmente werden durch die sich continuirlich vermehrenden Centralzellen allmählich mit einem Netzwerk verästelter Zellen erfüllt. Während aber an den Occipitalsegmenten (s. Figg. 17 und 16, Taf. IV) die aus dichten cylindrischen Zellen bestehende Segmentwand continuirlich in die Wand der Pleuropericardialhöhle übergeht, bleibt sie im Bereiche der Rumpfsegmente abgeschlossen und umhüllt als epithelioide Rinde den lockeren mesenchymatösen Ursegmentkern. Die Segmentrinde enthält (Fig. 13, Taf. IV) jetzt namentlich, man könnte beinahe sagen ausschliesslich, in der die Höhle begrenzenden Zelllage reichliche Mitosen. Je nach den Druckverhältnissen sind die Zellen der Segmentrinde rein epithelial oder spindelzellig geschwänzt mit ebenem, abgestutztem, der Höhle zugekehrtem Ende.

Dieses Bild ändert sich bald, indem, an den ältesten Segmenten in der Halsregion wieder zuerst, eine Eröffnung in der Mitte der lateralen Segmentwand eintritt, die sehr rasch zur Auflösung nicht nur fast der ganzen lateralen Wand bis auf einen Rest ihrer dorsalen Portion, sondern auch zu einer völligen Destruction der ventralen Wand führt und von da auch rasch auf die mediale Wand übergreift. Fig. 19, Taf. IV illustrirt diesen Vorgang in einem Querschnitt durch das achte Segment von XXVI b und zeigt zugleich, wie das durch Auflösung der Wände gelieferte lockere Mesenchym sich lateralwärts gegen den inzwischen entstandenen Excretionsapparat, ventralwärts gegen die Primitivaorten und die von ihnen abgehenden Gefässe, sowie medial um die Chorda sich auszubreiten beginnt, ein Vorgang, der auch in Fig. 14, Taf. V, auf einem Querschnitt durch den Embryo XXVIII und am klarsten in Fig. 20, Taf. IV, durch Embryo XXX veranschaulicht wird. So kommt es zur Bildung eines die ventrale Hälfte des Medullarrohres, die Chorda und die primitiven, zum Theil schon in Verschmelzung begriffenen Aorten umgebenden lockeren Mesenchyms, an dem die ursprüngliche Segmentirung nur noch auf Sagittalschnitten in der dorsalen Hälfte, soweit die Reste der ursprünglichen Ursegmente bestehen bleiben, erkennbar ist.

Digitized by Google

Cranialwärts läuft dasselbe in das ungegliederte Mesenchym des Kopfes aus, das um diese Zeit durch stete Zellvermehrung beträchtlich compacter zu werden anfängt, caudalwärts geht es in das Mesenchym des noch unsegmentirten Embryonalgebietes über, in dem die Segmentirung continuirlich weiterschreitet. Lateralwärts dringt es zwischen die Canälchen des Excretionsapparates ein und beginnt letzteren zu durchwachsen. Dorsal von diesem aus lockeren verästelten Zellen bestehenden Stützgewebe, dem axialen Mesenchym, bleibt noch ein Rest der ursprünglichen Segmentirung in Gestalt von seichten, zwischen den „Rückentafeln“ oder den „Myotomen“ oder „Muskelplatten“ der Autoren einspringenden Spalten bestehen. Da sich ergeben wird, dass aus den „Myotomen“ aber nicht allein die animale Musculatur zunächst des Stammes, sondern auch die Cutis des Rückens hervorgeht, so wird man sie, falls man die alte Bezeichnung „Rückentafel“ nicht beibehalten will, besser Scleromyotome nennen und damit ihre histologische Doppelleistung berücksichtigen.

Embryo XXX zeigt eine auffallende Verkleinerung seiner vier Occipitalscleromyotome in cranialer Richtung im Verhältniss zur Grösse der Rumpfscleromyotome und es macht den Eindruck, als ob das erste Occipitalscleromyotom schliesslich einer gänzlichen Reduction durch Auflösung seiner Zellen in Mesenchym anheimfalle, doch habe ich seine weiteren Schicksale nicht eingehend verfolgt.

Im Embryo XXXI beginnt sich der Rest der medialen und lateralen Ursegmentwand (Querschnitt) stärker unter die dorsale Wand einzuknicken, dasselbe geschieht (s. den Sagittalschnitt von XXXII a, Fig. 21, Taf. IV) auch mit dem Reste der caudalen und nasalen Wand. Die durch Ablösung von den noch ziemlich compacten Wandresten an dieser Stelle producirten Zellen besitzen jetzt aber alle exquisite Spindelform und legen sich flach unter das Dach des ursprünglichen Segmentes. Durch rasche Vermehrung bilden sie bald — die Art, wie dies geschieht, bedarf noch genauerer Untersuchung — ein Lager parallel und longitudinal angeordneter, stark auswachsender Spindelzellen mit langen, stäbchenförmigen Kernen und glänzendem glasigen Körper, das Myotom oder die Muskelplatte. Dieser Process ist in XXXIII a und b in voller Klarheit zu übersehen. Gleichzeitig vollziehen sich aber auch Umbildungen in dem Dache des Ursegmentes, dessen Zellen unter Vermehrung und Zunahme der schon in Fig. 21, Taf. IV ersichtlichen Auflockerung ihre innige Verbindung lösen und sich allmählich in das dorsale Mesenchym, welches später der Hauptsache nach zur Cutisplatte des Rückens (und zu Fascien und interstitiellem Bindegewebe der Rückenmusculatur?) wird, umwandeln.

Die Längs- und Querschnittserien von XXXIII a und b zeigen letztere als eine zwischen Epidermis und Medullarrohr eingefügte, ventral durch

Digitized by Google

eine glänzende Schicht, die Quer- resp. Längsschnitte der das Myotom aufbauenden Muskelzellen von dem axialen Mesenchym getrennte Lage aus dicht stehenden Bindegewebszellen.

Nun hat sich auch die definitive Segmentirung wenigstens im Gebiete des Rumpfes in craniocaudaler Richtung eingeleitet. In metamerer Anordnung sprossen die Interprotovertebralgefässe aus der Aorta in dorsaler Richtung empor, wie dies ebenfalls aus dem Längsschnitt Fig. 21 *G*, Taf. IV ersichtlich ist. Damit ist auch der Uebergang aus dem ursprünglichen mesenchymatösen Bau zur „primitiven Wirbelsäule" (Froriep) erreicht und die weiteren Umbildungen vollziehen sich, soweit ich sehe, in der von Froriep völlig zutreffend geschilderten Art und Weise.

Das Mesenchym der Körperwand oder die spätere Cutisplatte der Rumpfwand entsteht, wie aus den Figg. 19 und 20, Taf. IV von Embryo XXVIb und XXX ersichtlich ist, dadurch, dass sich schon bei Embryo XXIIIb, XXIVa und namentlich schön XXIVb Mesenchymzellen aus dem epithelialen Verbande der die Pleuropericardial- resp. Peritonialhöhle begrenzenden Zellen des parietalen Mesoblasts ausschalten und selbständig zwischen der epithelialen Tapete der Pleuroperitoneal- resp. Pleuropericardialhöhle und der Epidermis weiterwachsend, schliesslich mit dem axialen Mesenchym (s. Fig. 20, Taf. IV) und noch etwas später nach Bildung des dorsalen Mesenchyms mit diesem verschmelzen. An den Stellen der späteren Extremitätenanlagen findet sich aus dichter gedrängten Zellen bestehendes, von der Körperwand und dem Rumpfe geliefertes, ziemlich compactes Mesenchym mit ausserordentlich reichlichen Mitosen.

Auch von der den Secretionsapparat überziehenden Peritoneallage wird eine Anzahl, eine Zeit lang als selbständige Zellgruppe sehr schön zu verfolgender Mesenchymzellen[1] producirt, die theils als Stützgewebe für die Canälchen des Excretionsapparates verwendet werden, theils mit dem axialen Mesenchym dorsal und ventral vom Secretionsapparate sich verbinden und dann als selbständige Gruppe nicht mehr zu unserscheiden sind. Ein ebensolcher Mesenchymcomplex wuchert vom axialen Mesenchym aus in die mediale Seite des Excretionsorganes ein.

An allen diesen einzelnen Regionen des Mesenchyms, dem axialen, wie dem der Körperwand, der Extremitäten und dem als Stützgerüste für den Excretionsapparat verwendeten, lässt sich mit voller Sicherheit zeigen, dass dasselbe unabhängig vor den in diesen Regionen resp. Organen auftretenden Gefässen entsteht. Letztere wachsen erst nachträglich von den Aorten aus als Endothelialröhren in das ursprünglich gefässlose Mesenchym ein. Die

[1] Dieselben sollen seiner Zeit gelegentlich der Schilderung der ersten Anlage des Excretionsapparates abgebildet werden.

Digitized by Google

Aorten selbst bestehen zur Zeit ihres ersten Auftretens nur aus Endothel und werden erst später vom Mesenchym umwachsen (s. Figg. 12, 14, 19, 20 und 21, Taf. IV).

Schwieriger als die Sicherstellung dieser Verhältnisse gestaltet sich die Untersuchung der Herkunft des Mesenchyms des Darmes (inclusive Dottersack und Allantois) und seiner Anhangsdrüsen oder, kurz gesagt, des Darmmesenchyms. Indem ich mir eine eingehendere Darstellung der Blutgefässentwickelung durch Wort und Bild vorbehalte, gelegentlich welcher auch auf die Entwickelnng des Darmmesenchyms näher eingetreten werden soll, sei hier nur im Interesse einer gewissen Abrundung meiner bisher gegebenen Beschreibung Folgendes bemerkt:

Der ganze Process der Gefässbildung kann nach Ort und Art des ersten Auftretens der Blutgefässe beim Schafe nur auf Schnitten untersucht werden, denn zur Bildung einer bei Flächenbetrachtung des Embryo deutlichen Area vasculosa kommt es beim Schafe wegen der eigenthümlichen Form des Eies, des schon vor der Gefässbildung vorhandenen sehr geräumigen Keimblasencöloms, des frühen Amniosverschlusses und der schlauchförmigen Gestalt des sehr früh sich zurückbildenden Dottersackes gar nicht.

Zur Zeit des Amniosverschlusses und nach völliger Trennung des Dottersackes vom amniogenen Chorion besteht die Dottersackwand nur aus dem einschichtigen flachen Dottersackentoblast und einem ebenfalls einschichtigen Ueberzug von visceralem Mesoblast, dessen Zellen zuerst in der proximalen Cölomregion rings um den Embryo herum in gewissen Abständen durch feine Fortsätze mit dem Dottersackentoblast in festere Verbindung treten. Die zwischen den Verbindungsstellen gelegenen Mesoblaststrecken bauchen sich dabei rinnig aus (siehe die Figg. 53 und 54, Taf. XI der ersten Abhdl. und Fig. 7, Taf. V bei *G* dieser Arbeit). Derselbe Vorgang ist von Seiten des parietalen Mesoblasts dem Ectoblast gegenüber aber nur peripher von der Amnioswurzel zu bemerken. (Siehe die Figg. 19 und 20, Taf. III und Fig. 7, Taf. V.)

Die ausserhalb des Embryo zwischen den Haftfäden der Mesoblastzellen einerseits und Amnionectoblast oder Dottersackentoblast andererseits gelegenen Lücken sind die ersten Anlagen der Blutgefässe.

Ohne Betheiligung des Entoblasts, dessen Mitosen wenig zahlreich und stets mit den Theilungsebenen senkrecht auf die Entoblastfläche orientirt sind, aber unter reger Vermehrung der Zellen des visceralen Mesoblasts, falten sich die Rinnen tiefer und bilden endlich einschichtige, ihrer Unterlage aufliegende Röhren. Die erste Gefässanlage geschieht somit beim Schafe, entgegen den bis jetzt über andere Säuger vorliegenden Erfahrungen, von vornherein in Röhrenform. Nun be-

Digitized by Google

steht, um zunächst beim Dottersack zu bleiben, die Dottersackwand aus dem einschichtigen Dottersackentoblast und den ihm aufliegenden, jedes zelligen Inhaltes entbehrenden Gefässröhren und einem Reste ursprünglich ganz vereinzelter, zwischen denselben befindlicher Zellen, die ich intervasculäre Zellen nennen will. In den Zellen der Gefässwand und den intervasculären Zellen treten nun bei Embryonen mit zwei Ursegmenten sehr zahlreiche Mitosen auf, deren Theilungsebenen sehr wechselnd, scheinbar regellos orientirt sind. Diese rege Zellvermehrung führt einmal zu einer beträchtlichen Zunahme der Gefässlichtung, durch Vergrösserung der Gefässwand, andererseits zu einer Vermehrung der intervasculären Zellen und damit zur Bildung eines intervasculären Mesenchyms. (Siehe die Figg. 12, 19, 23, Taf. IV und 14, Taf. V.) Aber nicht nur dadurch wird die Dottersackwand bindegewebsreicher, sie erhält noch von zwei anderen Seiten Mesenchymzufuhr. Einmal, wenn auch vielleicht in geringerer Menge, vom axialen Mesenchym her, dessen Zellen nach Umwachsung der Aorta in der Gekrösplatte weiter wuchern und vor Allem von der mit zwei- bis vierfach geschichtetem Epithel bekleideten, zwischen Secretionsapparat und Gekröse einspringenden Nische des Cöloms (Figg. 19 und 20, Taf. IV, Fig. 14, Taf. V), welche in derselben Weise, wie der in den betreffenden Figuren ebenfalls vielfach geschichtete parietale Mesoblast der Körperseitenplatte durch Ausschaltung reichlicher Mesenchymzellen die Mesenchymbildung in der Darm- bez. Dottersackwand unterstützt. Mit zunehmender Mesenchymentwickelung werden dann die Gefässe von der Oberfläche des Dottersackentoblasts abgehoben und bilden dann zusammen mit dem sie verbindenden Mesenchym eine gefässhaltige Bindegewebsschicht, das „Gefässblatt“ vieler Autoren, welches ich als ein selbständiges, mit der Bildung der Bindesubstanz in Beziehung stehendes Primitivorgan, wie aus meiner Schilderung sich ergiebt, nicht anzuerkennen vermag. Dieselbe Anlage von Blutgefässen und neben ihr die Entwickelung von Bindegewebe theils von den intervasculären Zellen, theils vom parietalen Mesoblast der Körperwand her vollzieht sich (Fig. 19, Taf, III, Figg. 19 und 20, Taf. IV, Fig. 7 und 14, Taf. V) merkwürdiger Weise auch auf dem Amnion. Hier aber bilden sich alle Gefässanlagen wieder zurück, ohne jemals Blutzellen zu enthalten und nur die Anlage der medial von der Amnioswurzel verlaufenden Nabelvene (Fig. 20, Taf. IV *NV*) geht einer weiteren Function entgegen.

Dadurch, dass die Bildung der Blutzellen in den Gefässen beim Schafe sehr spät, erst bei Embryo XXX ihren Anfang nimmt, ist der Einblick in die Gefäss- und Bindegewebsbildung an den genannnten Orten ein klarerer, als bei anderen mir bekannten Säugethieren (Kaninchen, Hund) und lässt vor Allem mit voller Sicherheit die von einzelnen Autoren (40) angenommene Betheiligung von Leucocyten an der

Digitized by Google

ersten Anlage des Bindegewebes ausschliessen, denn es giebt zu einer Zeit, wo der Embryo mit Ausnahme des Extremitätenmesenchyms fast all sein späteres Bindegwebe schon territoriell angelegt hat, in seinen Gefässen noch gar kein Blut, also auch weder rothe noch farblose Blutzellen.

Die Gefässbildung im Embryo selbst braucht, da sie der Mesenchymbildung nachfolgt, hier, als für die Frage von der Entwickelung der Bindesubstanz belanglos, nicht weiter berücksichtigt zu werden. Ebenso verspare ich die vielfachen Formveränderungen der das Cölom begrenzenden Zellen und deren schliessliche Umwandlung in den definitiven Zellbelag des Peritoneums auf eine andere Gelegenheit auf, wo sich eine Schilderung dieser Vorgänge leichter anknüpfen lässt, als an die Discussion der Bindegewebsbildung.

Dagegen ist hier der Platz der Einwürfe Fleischmanns zu gedenken, der in seiner letzten Arbeit (27) die von mir für das Schaf vertretene Auffassung der ersten Mesoblastanlage in Gestalt eines „Mesenchyms“, sowie die ebenfalls von mir angenommene theilweise entoblastogene Entstehung dieses Mesenchyms einer eingehenden Kritik unterzieht, nachdem er schon früher in einer vorläufigen Mittheilung (33) gewisse Einwände gegen meine Auffassung des Mittelkeimes ausgesprochen hatte. Da Fleischmann am Schlusse seiner Kritik meiner Angaben ausdrücklich (Seite 12) bemerkt, dass er vor allem den Gegensatz unserer Befunde am Schafe und der Katze betonen wollte, ohne im Ganzen meine Anschauungen als unrichtig zu verwerfen, wenn ihm auch ein Theil meiner Beweisgründe nicht zwingend für meine Lehre zu sprechen scheint, so erlaubt er mir damit mich kurz zu fassen. Dass die Abweichungen, welche nach unserem jetzigen Wissen die einzelnen Säugethiertypen unter einander zeigen, thatsächlich nicht unbeträchtliche sind, wird kaum Jemand ernstlich bestreiten wollen. Ich erinnere in dieser Hinsicht nur an das verschiedene Verhalten der Rauber'schen Deckschicht beim Schaf, Kaninchen, Ratte, Maus, Feldmaus, Scheermaus und Meerschweinchen, an gewisse Unterschiede in der Art und Zeit der Bildung der Allantois und des Amnios, in der Art der Bildung und des Verschlusses der Hirnanlagen u. A. mehr. Dann wird man aber auch auf Variationen in der Bildung des Mesoblastes gefasst sein dürfen und ich halte Fleischmanns Discussion so lange für einen Streit um des Kaisers Bart, bis er nicht dasselbe Object, wie ich, untersucht haben wird, um so mehr als ich mich zu überzeugen Gelegenheit hatte, dass das Schaf z. B. gleichalterigen Embryonen des Kaninchens und des Hundes, also wohl auch der Katze gegenüber, eben thatsächliche bedeutende Abweichungen nicht nur hinsichtlich der Körperform und der Ausbildung einzelner Organe, sondern auch in Bezug auf histologische Details bietet, die übrigens auch

Digitized by Google

Fleischmann bei Einsicht meiner Praeparate bei der letzten Zusammenkunft der anatomischen Gesellschaft in Würzburg einzusehen Gelegenheit hatte und die auch von Seite der übrigen Herren Fachgenossen, welche die Praeparate einsahen, in bereitwilligster Weise zugestanden wurden.

Ueber die erste Anlage des Primitivstreifens und den Ort, wo auf seiner Oberfläche nachträglich, die erste Einstülpung der Primitivrinne bei der Katze auftritt, sagt Fleischmann nur: „dass der Primitivstreif sich zuerst am hinteren Ende der vorher ganz glatten Keimscheibe anlegt und gegen die Mitte des Embryo vorwachse", sowie (27, S 5) „dass der Primitivstreif bei seinem ersten Auftreten ein ganz solides, mehr oder minder breites Gebilde ist".

Vom Primitivstreifen aus wächst nun bei der Katze nach Fleischmann der Mesoblast als geschlossene Zellplatte nach den Seiten. Seine Elemente sind rundlich und prall, sie lassen nur selten kleine Hohlräume und Spalten zwischen sich und bekunden niemals die Neigung als amöboide Zellen zwischen den beiden primären Keimblättern umher zu wandern, um sich erst später zu einem Keimblatte zu ordnen. Meine abweichenden Angaben über den mesenchymatösen Bau des eben von Seite der Gastrulaleiste und vom Darmentoblast her gebildeten Mesoblastes beim Schafe zu einer Zeit, wo entweder nur Primitivknoten oder die eben erst in axialer Entwickelung begriffene Gastrulaleiste vorhanden ist, glaubt nun Fleischmann schlichtweg auf Fehler in der technischen Vorbehandlung der Eier zurückführen zu dürfen.[1] Da Fleischmann diese unmotivirte Unterstellung selbst gelegentlich der Einsicht meiner Praeparate zu corrigiren Gelegenheit fand, wird dieser Einwurf gegenstandslos. Auch ich besitze Serien, in denen in Folge kleiner technischer Fehler die normalen Verhältnisse etwas alterirt sind, habe aber solche selbstverständlich zu meinen Schilderungen nicht benützt und bemerke nur, dass durch kleine technische Fehler auch nichts absolut Neues hervorgezaubert, sondern die ursprünglich beim Schafe schon vorhandene Mesenchymstructur, wenn der Ausdruck erlaubt ist, nur karrikirt, übertrieben wird.

Der Mesoblast der Säugethiere ist übrigens auch von anderen Autoren schon vielfach in einer Weise beschrieben und abgebildet worden, die für seinen Mesenchymcharacter spricht. Diesen Umstand beliebt Fleischmann gänzlich zu ignoriren. Ich verweise hier, ältere Abhandlungen unberücksichtigt lassend nur darauf, dass auch v. Kölliker (30) den Mesoblast des Kaninchens bei seinem ersten Auftreten ausdrücklich mit einfacher Bindesubstanz vergleicht und denselben als ein ursprünglich aus spindel-

[1] Es ist nicht meine Schuld, wenn die mangelhafte Reproduction meiner Originalzeichnungen bei Fleischmann diesen Verdacht erregt hat.


Digitized by Google

und sternförmigen, durch Commissuren mit einander verbundenen Zellen bestehendes Gewebe schildert, dem er jeden Epithelcharacter abspricht. Die Abbildungen Figg. 26 und 27 Taf. III a. a. O., welche diesen Bau des Mesoblastes illustriren, wird auch Fleischmann nicht auf ein durch technische Fehler alterirtes Object beziehen wollen. Uebrigens möchte ich ausdrücklich betonen, dass der Mesenchymcharacter des Mesoblastes beim Kaninchen, soweit meine Erfahrung reicht, wenigstens in frühen Stadien, weniger scharf ausgesprochen ist, als beim Schafe.

Auch in den Arbeiten Flemmings (41) und des Grafen v. Spee (42) über die Entstehung des Urogenitalsystems beim Kaninchen zeigt der Mesoblast bei allerdings schon vier bis fünf Millimeter langen Embryonen Mesenchymbau, ja in den Flemming'schen Bildern sind, ebenso wie beim Schafe, zu einer gewissen Zeit auch die Ursegmente deutlich von mesenchymatöser Structur (a. a. O. Figg. 1 und 4 Taf. XI). Dass die betreffenden Embryonen der beiden Kieler Forscher älter sind, als die von mir in meiner ersten Arbeit besprochenen und von Fleischmann in die Discussion gezogenen macht aus dem Grunde nichts aus, weil das Mesenchym von Schafembryonen von vier bis fünf Millimeter Länge nach meiner vorstehenden Schilderung nur als ein weiterer Entwickelungszustand Stufe für Stufe auf das noch aus vereinzelten Zellen bestehende lockere und noch ungegliederte Mesenchym, wie es zuerst bei jüngeren Embryonen auftritt, sich zurückführen lässt.

Uebersieht man die technische Vorbehandlung der Objecte, so ergiebt sich, dass sich durch Chromosmiumessigsäure, 1 % Chromsäurelösung und Osmiumsäure, sowie durch Kleinenberg'sche Picrinschwefelsäure beim Kaninchen nach Spee, Flemming und Kölliker, ebenso wie beim Schafe (und beim Hunde) durch $3^1/_2$—4 % Salpetersäurelösung oder Kleinenberg'sche Picrinschwefelsäure (ich) dieselbe mesenchymatöse Structur des Mesoblastes nachweisen lässt, der sich hier wie dort aus keulen-, spindel- und sternförmigen, zum Theile mit langen feinen Fortsätzen versehenen Zellen, gemischt mit Rundzellen, aufbaut, deren theilweise Umbildung in die typische definitive Bindesubstanz — siehe neben den anderen Abbildungen auch die Figg. 16, 18 und 19 Taf V — Schritt für Schritt verfolgt werden kann. Ein Unterschied existirt allerdings insofern, als die Zellen ursprünglich beim Schafe viel lockerer und zerstreuter und deshalb übersichtlicher angeordnet sind, als es nach den einschlägigen Abbildungen von anderen Säugethieren der Fall ist. Doch stimmen alle Autoren, sie mögen welchen Typus nur immer untersucht haben, darin überein, dass das Gefüge der Zellen an der Peripherie der „Mesoblastflügel“ ein lockeres, der Zusammenhang der Zellen unter sich sogar oft ein völlig gelöster sein kann. Möglicherweise aber bestehen zwischen dem compacten Mesoblast und der totalen Auflösung desselben in einzelne nahezu zusammenhangslose Zellen Ueber-

Digitized by Google

gänge und das Verhältniss beim Schafe, bei dem von der epithelialen Gastrulaleiste nur vereinzelte Zellen durch Ausschaltung producirt werden, bildet dann das Extrem nach der einen Richtung hin. Jedenfalls aber sind die Zellen des Mittelblattes, natürlich mit Ausnahme der Gastrulaleiste, den Zellen der epithelialen Grenzblätter gegenüber durch ihre variable Form und ihr lockeres Gefüge scharf charakterisirt und müssen im Gegensatze zu den primären Keimschichten mit einer besonderen morphologischen Bezeichnung versehen werden.

Was den zweiten Hauptpunct unserer Controverse, die entoblastogene Entstehung des peripheren Mesenchyms anlangt, so gebe ich von vornherein gerne zu, dass diese Frage mit zu den schwierigsten Aufgaben der Embryologie gehört. Vor allem aber muss ich stricte betonen, dass die ganze Frage nur an Stadien aus der Zeit der allerersten Anlage der Gastrulaleiste erörtert werden kann, denn später sind die Verhältnisse, namentlich am Caudalende derselben, verwischt und unklar. Gerade über die erste Entstehung der Gastrulaleiste vermisse ich aber bei Fleischmann genauere Angaben. Stadien, in denen man „auf Querschnitten deutlich erkennt, wie dieser solide Streifen (der Primitivstreif) schon in hohem Grade der Mesoblastbildung vorsteht“, sind eben nicht mehr geeignet uns das erste Auftreten des von der Gastrulaleiste her producirten Mesoblastes zu demonstriren. An meiner Schilderung der Art und Weise, wie das Mesenchym an dieser Stelle gebildet wird, habe ich nichts zu corrigiren. Erst zur Zeit, wenn der Kopf- oder Primitivknoten schon linear zur Gastrulaleiste auswachsend etwa das Mittel seines Längenwachsthums erreicht hat (Embryo XIV und XV), hängt das inzwischen von ihr producirte Mesenchym flügelartig mit den Flanken der Leiste und namentlich ihrem Caudalende zusammen. Aber noch ehe dieser flügelartige Zusammenhang lockeren Mesenchyms mit Sicherheit nachweisbar ist, findet sich schon rings um den Schild herum ein Mesenchymring.

Bezüglich der Frage des zeitlichen Auftretens des axialen und peripheren Mesoblasts sagt Fleischmann a. a. O. S. 10: „Zunächst wurde die von Bonnet constatirte Thatsache, dass das entoblastogene Mesoblast des Mesoblasthofes früher gebildet werde, als das Mesoblast unterhalb der der Keimscheibe bis jetzt von keinem anderen Forscher bestätigt.“ Diese „Thatsache“ habe ich aber gar nicht constatirt. Mein streitbarer Herr College imputirt mir hier eine Behauptung, die ich nicht gemacht habe. Ich habe auf den Seiten 192 u. ff. meiner 1. Abhandlung allerdings mehrfach davon gesprochen, dass sich bei Flächenbetrachtung selbst nach Tinction noch keinerlei Differenzirung im Schilde nachweisen lasse zu einer Zeit, in welcher der spindelförmige Mesoblasthof schon gut ausgebildet ist,

Digitized by Google

habe dann aber in der Beschreibung von Ei IV ausdrücklich bemerkt und abgebildet (siehe die Figg. 10, 11, 12, 13), dass gleichzeitig mit dem Mesoblasthof doch schon ein 75 μ langer und 60 μ breiter Primitivknoten im Schilde vorhanden war. Dass ich über das zeitliche Auftreten der beiden Mesoblastgebiete vielmehr in Zweifel war, steht ausdrücklich auf Seite 197 zu lesen: „Ganz klar müsste die Entscheidung durch ein etwas früheres Stadium geliefert werden können und damit zugleich die Beantwortung der Frage, ob beide Mesoblastpartien gleichzeitig auftreten, oder, wenn dies nicht der Fall ist, welche von beiden zuerst auftritt".

Fleischmann legt besonderes Gewicht auf die selbständige Vermehrung der Mesoblastzellen; die ich seiner Meinung nach nicht genügend gewürdigt habe. Aufmerksame Lectüre wird ihm auch bezüglich dieses Punktes zeigen, dass ich die rasche und selbständige Vermehrung der vom Primitivstreifen abgelösten Mesenchymzellen ausdrücklich betont habe, denn auf S. 200 spreche ich vom Mesoblast als einem zwischen den epithelialen Begrenzungslamellen eingeschlossenen und in selbständiger Weise fortwachsenden Gewebe und habe auch in mehreren Figuren die Mitosen in vereinzelten Mesenchymzellen abgebildet, so z. B. in Fig. 20, Taf. IV links. Ich bin also von vorneherein der Meinung gewesen, dass die Gastrulaleiste nur den Anstoss zur Bildung eines Theiles des Mesoblasts giebt, einen Anstoss, der aber doch, je nach der Entwickelung derselben und der Länge der Zeit ihres Bestehens, bei den verschiedenen Säugertypen ein recht verschieden ausgiebiger sein kann.

In meinen Gründen für die entoblastogene Entstehung eines Theiles des Mesenchyms habe ich lediglich meine Reflexionen über Befunde wiedergegeben, die mir mit der Ansicht, dass der Mesoblast allein von der Gastrulaleiste aus producirt werde und von ihr aus ringförmig nach vorne wachse, wie dies nach v. Kölliker's Meinung möglicherweise auch beim Schafe gesehen soll (43), unvereinbar scheinen. Sie sind dies vor allem deswegen, weil, wie gesagt, schon zu einer Zeit, wo der Primitivstreif noch in der ersten Anlage vorhanden ist, auch schon der periphere Mesoblast um den ganzen Schild herum als ein aus locker verbundenen, zum Theil sogar vereinzelten Zellen bestehender Mesenchymring gefunden wird, während man doch erwarten müsste, dass zu einem flügelartigen Vorwachsen ein viel dichteres Gefüge nöthig ist und namentlich nicht einsieht, warum dann dieses Vorwachsen ursprünglich nur im Gebiete des Mesoblasthofes geschieht und zwischen diesem und der Gastrulaleiste, selbst den späteren Zusammenhang des Mesoblasthofes mit dem Caudalende der Gastrulaleiste als etwas Primäres angenommen, ein von nur ganz spärlichen Mesenchymzellen bevölkerter Raum bleibt und der Ring rechts und links vom Embryo fast unterbrochen ist. Nähme man aber an, dass die aus dem Zellverbande

Digitized by Google

der Gastrulaleiste ausgeschiedenen Mesenchymzellen centrifugal wandern, so sieht man nicht ein, warum sie gerade im Gebiete des Mesoblasthofes mit dem Entoblast behufs Bildung des Mesenchymringes verlöthen sollen, während doch ihrer weiteren Wanderung zwischen den beiden primären Keimschichten ein Hinderniss nirgends entgegensteht. Wenn der Mesoblast, wie v. Kölliker annimmt, auch beim Schafe flügelförmig nach vorne wüchse, so müsste man folgerichtig ein Stadium finden müssen, in dem die beiden ringförmig rechts und links vom Schilde vorstossenden Flügel zwischen ihren noch unvereinigten Enden noch mesenchymfreies Gebiet einschliessen müssten. Ein solches Stadium habe ich niemals zu Gesicht bekommen. War der Mesoblasthof überhaupt erkennbar, so war er auch stets als vollständig geschlossene Ellipse da, und zwar zu einer Zeit, wo noch kein ausgebildeter Primitivstreif, sondern nur der Primitivknoten da war. Ich werde deshalb so lange für die Richtigkeit meiner Schilderung eintreten, bis mir bewiesen worden ist, dass ich, wie es v. Kölliker anzunehmen scheint, das Stadium mit noch vor dem Kopfrande des Schildes unterbrochenem Mesoblasthofe, übersehen habe.

Auch His (40), Balfour (44), Lieberkühn (46), Gasser (29), Kupffer (25), Heape (45) u. A. sind schon vor mir, und zum Theile mit ählichen Gründen wie die meinigen, für die entoblastogene Entstehung des peripheren Mesoblasts bei den Amnioten eingetreten. Es wird, um diese vielumstrittene Frage endgültig zu lösen, wie so häufig, eben darauf ankommen, einmal ein klares günstiges Object zu finden, und andererseits eventuelle Abweichungen der verschiedenen Säugethiertypen in dieser Hinsicht stricte zu constatiren.

Ich fasse nach dieser Abschweifung die Ergebnisse meiner Untersuchung über den Mesoblast zusammen:

Die Berechtigung, den Mittelkeim des Schafes, mit Ausnahme der ursprünglich rein epithelialen Gastrulaleiste und des später aus ihrem Kopfknoten hervorwachsenden „Kopffortsatzes", als Mesenchym aufzufassen, ergiebt sich meiner Meinung nach, einmal aus der Art der Entstehung desselben durch Ausschaltung von Zellen aus den rein epithelialen Grenzblättern, zweitens aus deren von den Epithelien der Grenzblätter abweichender Form, und drittens aus der Thatsache, dass weitaus der grösste Theil dieses Mesenchyms in die definitiv oder vorübergehend im Körper auftretenden Bindesubstanzgruppen umgewandelt wird.

Wenn ich demnach den zuerst von den Brüdern Hertwig (37) aufgestellten Mesenchymbegriff als eine sehr zweckmässige Bezeichnung acceptire, so verbinde ich mit demselben doch insofern einen anderen

Digitized by Google

Sinn wie die genannten Autoren, als ich unter Mesenchym nicht einen specifischen Bindegewebsblutkeim im Gegensatz zum epithelialen, durch Divertikelbildung aus dem Darme entstandenen Mesoblast sehe, sondern das Mesenchym nur als eine Art Uebergangsgewebe betrachte, das nicht nur die späteren bleibenden Bindesubstanztypen (Gallertgewebe, fibrilläres Bindegewebe, Knorpel, Knochen, Zahnbein), sondern auch Epithelien (Epithel des Harngeschlechtsapparates, Epithel [?] der Leibeshöhle) und die glatte und quergestreifte Musculatur zu liefern im Stande ist.

Mit Ausnahme der Gastrulaleiste und des Kopffortsatzes findet sich vor dem Auftreten der Ursegmente im ganzen Mittelkeim des Schafes überhaupt keine epitheliale Bildung und ebensowenig die geringste Spur, welche auf eine Bildung des Mittelkeimes durch Darmdivertikel vom Entoblast her hinweist. Für den Fall, dass man in der Mesenchymproduction von der Gastrulaleiste her einen cenogenetisch reducirten Vorgang der Mesoblastbildung im Hertwig'schen Sinne zu sehen geneigt wäre, müsste einerseits der von diesen Autoren statuirte Gegensatz von „Mesoblast" und „Mesenchym" von vorneherein aufgegeben werden, andererseits müsste eine solche Auffassung doch auch erst durch den Nachweis der Uebergangsformen, welche dazu führen, dass man an Stelle einer ursprünglich compacten epithelialen Entoblastausstülpung zuerst nur einzelne Mesenchymzellen rechts und links von der Gastrulaleiste sich abgliedern sieht, uns diese Abänderung im Sinne der Cölomtheorie verständlich zu machen suchen. Die entoblastogene Entstehung des peripheren Mesenchyms macht wegen ihrer ringförmigen Productionsstelle vom Darmentoblastwalle her einer Auffassung der Säuger als Enterocölier nicht mindere Schwierigkeiten, als die zuerst von mir beim Schafe beschriebene, dann auch von Fleischmann (33) bei der Katze gefundene, in Ringform peripher vom Embryonalschild auftretende erste Anlage des Cöloms, die sich erst spät mit dem durch Dehiscenz im allmählich compact gewordenen Mesenchym des Embryo selbst entstandenen lateralen Abtheilungen des Körpercöloms in Communication setzt, während ferner zu berücksichtigen bleibt, dass der Entoblast unter der Gastrulaleiste niemals unterbrochen erscheint und dass spätere, während der Chordabildung bemerkare Unterbrechungen desselben erst auftreten, nachdem das Mesenchym schon als ein völlig compactes, zwischen den Grenzblättern vorhandenes Füllgewebe vorhanden ist.

Ich muss demnach v. Kölliker (30) beistimmen, wenn er sagt, dass die höheren Wirbelthiere eher den Schizo-, als den Enterocöliern zugezählt werden müssen, wobei ich übrigens nicht leugnen will, dass Anklänge an die Cölombildung niederer Wirbelthiere wenigstens spurweise —

Digitized by Google

so z. B. in dem Zusammenhang von Ursegment-Pleuropericardial- und Keimblasencölom im Bereiche der Occipitalsomiten — und vorübergehend zu finden sind. Ich möchte nicht annehmen, dass eine Zurückführung der bei den Säugethieren beschriebenen Verhältnisse auf die Anlage des Cöloms und Mesoblasts im Sinne der Brüder Hertwig in Gestalt von paarigen, aufeinander gepressten Cölomdivertikeln überhaupt unmöglich sei, nur so viel glaube ich behaupten zu dürfen, dass einmal Uebergangsformen zwischen dem Schizo- und Enterocölom bestehen, die eine principielle Scheidung von Schizo- und Enterocöliern auf die Dauer kaum gerechtfertigt erscheinen lassen, und dass ferner die Nothwendigkeit vorliegt, die modificirenden Factoren und Abänderungen zu studiren, welche zu der so abweichenden Art der Cölombildung bei den höheren Wirbelthieren — denn auch bei den Vögeln ist die Spaltbildung im Mesenchym eine unzweifelhafte (39) — bedingen. Ehe wir die Uebergangsformen zwischen Extremen, wie sie uns bei dem charakteristischen Enterocölom des Amphioxus und in der complicirten, von dem ursprünglichen Verhalten so weit abweichenden Cölombildung der Säugethiere nicht in befriedigender Weise aneinander zu reihen im Stande sind, halte ich ein Generalisiren in dieser wichtigen Frage für nicht unbedenklich.

Ebenso wenig, wie ich das Mesenchym als Primitivorgan für die Erzeugung von Bindesubstanzen im Hertwig'schen Sinne auffassen kann, bin ich nach meiner ganzen Schilderung der Bindesubstanzentwickelung im Stande, einen specifischen Acroblasten (Kollmann [31]), eine Desmohaemoblasten (Rauber [32]) oder einen Parablasten im Sinne von His (40) oder von Waldeyer (40, 2) anzuerkennen, komme vielmehr bezüglich der Entwickelung der Bindesubstanz im Wesentlichen zu denselben Resultaten, wie sie der vielerfahrene und eingehende Kenner der Säugethiere, v. Kölliker, in seiner Arbeit: *„Ueber die embryonalen Keimblätter und Gewebe“* (42) dargelegt und auch Rabl,[1] soweit die Säugethiere in Betracht kommen, jüngst in Wort und Bild beschrieben hat.

Dass ich die Keimblätter als histologische Primitivorgane für die Production besonderer, jedem Blatte eigenthümlicher Gewebe ebenso wenig anerkennen kann, wie Götte (43 a), v. Kölliker (28), O. und R. Hertwig (37) ergiebt sich aus dem Vorstehenden ebenfalls mit logischer Consequenz.

Ein Blick auf die in der ersten Abhandlung gegebenen Abbildungen von Embryonalschilden lehrt, dass das vordere, knotenförmig verdickte

[1] Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der zweiten Versammlung in Würzburg. *Anatomischer Anzeiger.* III. Jahrg. Nr. 23—25. C. Rabl: Ueber die Bildung des Mesoderms.

Digitized by Google

Ende der Gastrulaleiste im Verlaufe der weiteren Entwickelung des Schildes, dessen Centrum und später auch dem cranialen Rande desselben relativ näher liegt, als es ursprünglich der Fall war, da ja die erste knotenförmige Anlage der Gastrulaleiste etwas caudal von der Schildmitte auftritt. Da die Gastrulaleiste inclusive den Kopfknoten mit dem Entoblast nachträglich verlöthet, kann an ihre Verschieblichkeit in cranialer Richtung nicht gut gedacht werden. Es muss also die Längenzunahme des hinter dem Knoten gelegenen Schildabschnittes durch Wachsthumsvorgänge im Schilde selbst bedingt sein, die um diese Zeit in der caudalen Schildregion, wie auch aus den in Schnitten durch dieses Gebiet zahlreicheren Mitosen erhärtet wird, intensiver sind, als in der mitosenärmeren Kopfregion.

Die grösste relative und absolute Entfaltung zeigen die Gastrulaleiste und Rinne, wie ein Vergleich der in der ersten Abhandlung gegebenen Maasse und Abbildungen ergiebt, etwa um den 15. bis 16. Tag nach der Begattung, oder, da Schwankungen in der Entwickelung bei gleichaltrigen Embryonen nicht selten sind, kurz vor dem Auftreten der ersten Ursegmente. Die Länge der Gastrularinne bleibt dabei um ein mehr oder minder beträchtliches Stück hinter der Länge der Gastrulaleiste zurück. Vom Auftreten der ersten Ursegmente ab verkürzt sich die Gastrulaleiste und ihre Rinne wieder, und zwar nicht nur relativ zur Länge des Embryo, sondern auch absolut.

Diese Verhältnisse sollen gleichzeitig mit der Schilderung der

Chordabildung

besprochen werden.

Im Interesse einer zusammenhängenden Darstellung lassen sich die in meiner ersten Abhandlung über die Chordabildung gemachten Angaben, soweit sie an den einzig und allein ausschlaggebenden Schnittserien gewonnen wurden, kurz folgendermassen recapituliren.

I. Embryonen ohne Ursegmente.

Die Schilderung sämmtlicher Serien geschieht, am Kopfknoten beginnend, in cranialer Richtung.

Die erste Anlage des „Kopffortsatzes“ (v. Kölliker) findet sich an dem 630 μ langen Schild X, der seiner Grösse und Gliederung nach etwa der Fig. 15, Taf. IX der ersten Abhandlung von Schild VII entspricht, aber eine längere (315 μ lange) Gastrulaleiste enthält. Wie aus der Serie ersichtlich, äusserlich aber noch nicht erkennbar ist, schiebt sich vom Kopfknoten aus in cranialer Richtung ein solider, nur auf einem einzigen Schnitte vorhandener, 15 μ langer und 56 μ breiter, aus sechs Zellen bestehender, dorsoventral comprimirter Kopffortsatz in den bisher mesoblastfreien Bezirk vor dem Knoten ein. Derselbe ist von den primären Keim-

schichten und dem peripheren Mesoblast allseitig scharf getrennt (Fig. 30, Taf. X der ersten Abhandlung).

Das craniale Ende der 140 μ langen Gastrularinne springt blind endigend, aber ziemlich steil drei Schnitte hinter dem Knoten ein (Fig. 28, Taf. X). Im mesoblastfreien Bezirke vor dem Kopffortsatze zeigt der Darmentoblast die schon in Fig. 30 auffallende, bis gegen den cranialen Schildrand zu noch deutlicher werdende und in Figg. 31 und 32 abgebildete axiale, plattenförmige Verdickung, die man vermuthungsweise mit der Chordabildung in Zusammenhang bringen könnte. Ich habe aber für eine solche Vermuthung um so weniger Anhaltspunkte gewinnen können, als diese Entoblastverdickung, wenigstens an den mir vorliegenden Serien späterer Stadien nicht mehr zu erkennen ist.

Die Embryonalschilde XI (Fig. 36), XII (Fig. 38) und XV (Fig. 41) wurden in toto conservirt, können also für die Frage nach der Chordabildung, da in ihnen weder bei Betrachtung von der ventralen, noch dorsalen Seite her ein Kopffortsatz zu erkennen ist, nicht weiter verwerthet werden. Bei XI und XII fällt aber bei dorsaler Besichtigung des Knotens mit stärkeren Vergrösserungen je eine hellere Stelle im Centrum desselben auf, die ihrer Lage nach dem cranialen Ende der Gastrularinne entspricht, also wohl auf deren nicht unwesentliche Vertiefung in dieser Region oder auf eine Lockerung des Zusammenhanges der ihren Boden bildenden Zellen bezogen werden darf. Bei Schild XIII (Fig. 39) deutete eine bei ventraler Besichtigung deutlicher werdende, verwaschene, axiale Trübung vor dem Knoten auf das Vorhandensein eines in seiner Länge nicht genau bestimmbaren Kopffortsatzes hin.

In dem 1 ^{mm} langen Schilde XIV (Fig. 40, Taf. X) nahm die inclusive Knoten 680 μ lange Gastrulaleiste gut $^2/_3$ des ganzen Schildes ein. Die Gastrularinne ist ausserordentlich seicht und deshalb ist ihre Länge nicht praecise zu bestimmen.

Die Querschnittserie ergiebt das Vorhandensein eines 60 μ langen, vorne 120 μ, hinten 160 μ breiten Kopffortsatzes, dessen Abgrenzung gegen den Darmentoblast durch die jetzt vollzogene Verklebung der beiderseitigen Zellen verwischt worden ist. Eine Produktion von Zellmaterial, das dem Kopffortsatze von Seite des Entoblasts einverleibt werden könnte, erscheint wegen des Mangels von Mitosen in letzterem in der ganzen Ausdehnung des mit ihm verklebten Kopffortsatzes nicht wahrscheinlich. Seitwärts gegen den Mesoblast und dorsal gegen den Entoblast ist der Kopffortsatz ebenfalls gut abgegrenzt. In seiner ursprünglich soliden Axe finden sich zwei hinter einander gelegene kurze Canäle. In einem einzigen, das Gebiet zwischen den beiden Canälen treffenden Schnitte ist der Kopffortsatz solid. Der caudalwärts gelegene Canal besitzt ebenso wenig eine dorsale Mündung

Digitized by Google

auf der Knotenoberfläche, als der cranialwärts gelegene eine ventrale im Entoblast. Ein Blick auf die Fig. 48, Taf. X der ersten Abhandlung macht aber eine ventrale Eröffnung in Bälde wahrscheinlich, da der Kopffortsatz hier einen rinnenförmigen, auf der ventralen Seite nur vom Darmentoblast geschlossenen Querschnitt zeigt. Das vordere Ende der Gastrularinne auf dem Knoten ist sehr seicht und deutlich vom blinden Ende des caudalen, im Kopffortsatze vorhandenen Canales getrennt (Fig. 49, Taf. XI). Der Kopfforsatz endet noch in beträchtlicher Entfernung vor dem cranialen Schildrande; hier fängt durch Mesenchymproduction sowohl vom Rande des Darmentoblasts als auch von dessen dorsaler Fläche her der „mesoblastfreie Bezirk“ sich zu verwischen an.

Die diesen Bildungsstätten entstammenden Mesenchymmassen stehen mit dem hinter ihnen liegenden Kopffortsatze in keinem Zusammenhang.

Schild XVI, ebenfalls in toto conservirt, lässt bei Flächenbetrachtung keinen sicheren Einblick in seine innere Gliederung zu. Der Knoten ist von der langen, von tiefer Rinne durchfurchten Gastrulaleiste etwas abgesetzt, mit eigener Einbuchtung versehen (Fig. 50, Taf. XI). Ich bedauere, dieses Praeparat nicht in Serienschnitte zerlegt zu haben.

Nachträglich erhielt ich einen Schild von 15 Tagen und 2 Stunden, der 2^{mm} lang in seiner Gliederung zwischen XVI und XVII (Fig. 51, Taf. IX) und als Schild XVIa bezeichnet werden soll. Er besitzt vor dem Knoten eine kurze, sich cranialwärts verseichtende, primäre Medullarrinne. Die Gastrulaleiste ist 1020 μ, die Rinne etwa 980 μ lang. Vom Knoten aus schiebt sich ein 165 μ langer und sich in cranialer Richtung verflachender Kopffortsatz zwischen die beiden primären Keimschichten ein, ohne noch den Boden der primären Medullarrinne dorsal convex einzubuchten. Vom Entoblast ist der Kopffortsatz noch weniger abgrenzbar, als in der vorigen Serie. Das Mesenchym hat jetzt die Flanken des epithelialen Kopffortsatzes erreicht und seine Zellen hängen vielfach mit dem letzteren zusammen. Das craniale Ende des Kopffortsatzes ist etwas abgeflacht vom Entoblast ebenso wenig wie vom Mesenchym an seinen Flanken abgrenzbar. Auffallenderweise ist der ganze Kopffortsatz trotz seiner vorgeschrittenen Längenentwickelung mit Ausnahme eines einzigen, beiläufig durch seine Mitte gelegten Schnittes, der eine ganz kleine, quergestellte, centrale Spalte zeigt, noch solid. Der Canal im Kopffortsatz ist in diesem Falle im ersten, aber verspäteten Entstehen begriffen. Der Querschnitt des Kopffortsatzes ist etwas dicker, als in der vorigen Serie und wölbt in der Nähe des Knotens den Entoblast leicht ventral vor. In den Knoten springt das craniale Ende der Gastrulaleiste in Gestalt einer auf zwei Schnitten vorhandenen, trichterförmigen Grube mit feiner Spitze viel tiefer, als in der vorigen Serie ein. Vor dem Kopf-

Digitized by Google

fortsatze findet sich auch in diesem Schilde noch ein nicht unbeträchtliches Gebiet, in welchem locker gefügtes ein- bis zweischichtiges Mesenchym zwischen den primären Keimblättern vom Rande her unter den Schild eindringt.

Diese Angaben stehen im Wesentlichen in erfreulichstem Einklange mit den von Lieberkühn (46), v. Kölliker (49), Strahl (50), Fleischmann (27) und Carius (55) über die Bildung des Kopffortsatzes beim Meerschweinchen, Maulwurf, Kaninchen und der Katze gemachten Mittheilungen und erlauben die Fixirung folgender Punkte:

1. Als erster Anstoss zur nachträglichen Bildung der Chorda dorsalis tritt der Kopffortsatz auf.

2. Derselbe wächst vom Kopfknoten der Gastrulaleiste aus, von Ectoblast und Entoblast deutlich getrennt, in den mesoblastfreien Bezirk vor dem Kopfknoten ein.

3. Nachträglich verlöthet der Kopffortsatz mit dem Darmentoblast. Vom Ectoblast ist er stets getrennt. Dass dem Kopffortsatze von dem geschlossen unter ihm hinziehenden Entoblast her Zellmaterial beigemengt werde, ist sehr unwahrscheinlich, da die Zellen des letzteren nicht nur vielfach scharf vom Kopffortsatze abgrenzbar sind, sondern auch die in ihnen befindlichen Mitosen senkrechte Stellung ihrer Theilungsebenen aufweisen.

4. Die Zellen des Kopffortsatzes sind fest aneinander gepresst, epithelial.

5. In dem ursprünglich soliden Kopffortsatz entsteht ein Canal, der zunächst weder eine dorsale noch ventrale Oeffnung besitzt. Die Stelle der ersten Anlage dieses Canals in der Axe des Kopffortsatzes ist beim Schafe keine constante, denn im Schilde XIV finden sich zwei blinde, hinter einander liegende Canäle und die Einstülpung des Gastrularinnenendes auf dem Knoten ist sehr seicht. In dem weiter entwickelten Schild XVI a beginnt die Canalbildung in der Mitte des Kopffortsatzes und ist nur auf einem Schnitte erkennbar, während die Einsenkung der Gastrularinne auf dem Knoten viel tiefer ist, als in Schild XIV. In Schild XVI lässt sich so viel erkennen, dass die auf dem Knoten befindliche, hier selbständig von der Gastrularinne abgegliederte Grube ebenfalls sehr tief einspringt.

6. Der Canal wird durch Dehiscenz der Zellen in der Axe des Kopffortsatzes gebildet.

Dagegen kann ich mich auf Grund meiner Befunde am Schafe mit Lieberkühn nicht einverstanden erklären, wenn er in seiner ersten Abhandlung S. 410, Z. 5 sagt: „Der periphere Mesoblast geht allmählich aus dem Kopffortsatze hervor, seine Zellen bilden, wie sonst, eine lockere Lage zwischen Ectoblast und Entoblast" — vorausgesetzt dass diese Schilderung

Digitized by Google

die Production von peripherem Mesoblast vom Kopffortsatz aus und nicht nur eine Schilderung des topographischen Verhaltens beider im Schnitte bedeuten soll, was aus einem Passus der zweiten Arbeit Lieberkühn's wahrscheinlich wird, indem er, allerdings bei einem älteren Embryo mit zwei Ursegmenten, die Trennung des Mesoblasts von der „Chorda“ betont und abbildet. Ich habe keine Anhaltspunkte dafür finden können, dass der Kopffortsatz das mit seinen Flanken zusammenhängende Mesenchym producirt, sondern muss vielmehr annehmen, dass es nur durch Zunahme des peripheren Mesoblasts zu einer vorübergehenden Verschmelzung von Kopffortsatz und Mesenchymzellen kommt. Vor dem Kopffortsatz ist ja auch nach Lieberkühn schon unter dem cranialen Schildrande Mesoblast vorhanden, ehe der Kopffortsatz überhaupt in die Nähe dieser Gegend reicht.

7. Der Kopffortsatz erreicht in allen den beschriebenen Stadien den cranialen Schildrand nicht.

Schild XVII (Fig. 51 der ersten Abhandlung) misst 2^{mm} in der Länge, besitzt eine gut ausgebildete primäre Medullarrinne aber noch keine Ursegmente und zeigt wesentlich vorgeschrittenere Verhältnisse in Bezug auf die Kopffortsatzbildung sowohl ihrer Länge als ihrer Gliederung nach.[1] Das Längenverhältniss der Gastrulaleiste zum Schild erhellt aus der Fig. 51. Beginnt man die Durchsicht der Serie wieder vom Knoten aus in cranialer Richtung, so fällt zunächst auf, dass das vordere, sich tief in den Knoten einsenkende Ende der Gastrularinne jetzt direct in den Kopffortsatzcanal hinein führt (Fig. 61, Taf. XI der ersten Abhandlung). Der Kopffortsatzcanal besitzt also an diesem Praeparate einen dorsalen Eingang auf dem Knoten. Auch ventral hat sich der Canal, wie auf S. 216 ff. geschildert wurde, durch vier etwa in der Mitte des Kopffortsatzes im Entoblast hinter einander gelegene Spalten eröffnet und ist somit zu einer vierfach ventral geöffneten Rinne geworden, an deren Ränder sich der Entoblast ohne deutliche Abgrenzung anlegt, während er unter dem dicken, noch canalisirten Theile des Kopffortsatzes geschlossen und theilweise durch den spindelförmigen Querschnitt seiner Zellen gut abgrenzbar hinzieht. Die Dicke der Canal- und Rinnenwandung hat gegen die früheren Praeparate etwas zugenommen, die vor dem Knoten massige, drehrunde, dreischichtige Wand des Kopffortsatzes wölbt nun den Boden der Medullarrinne dorsal convex vor. In cranialer Richtung verjüngt sich der Querschnitt des Kopffortsatzes ziemlich rasch (Fig. 8, Taf. III dieser Abhandlung zeigt sein vorderstes, noch

[1] Auf S. 215 der 1. Abhandlung steht, wie ich nachträglich sehe, in der Maasstabelle XVII fälschlich an der Stelle von XVIII, wie ja aus der S. 220 gegebenen Bemerkung, dass XVIII einen längeren Kopffortsatz enthalte als XVII ersichtlich ist. Ferner lies in der ersten Zeile der Tabelle 500 μ statt 300 μ.


Digitized by Google

canalisirtes Ende), um schliesslich in Gestalt einer flachen, epithelialen, nach vorn sich verbreitenden Zellplatte (Fig. 53, Taf. XI der ersten Abhandlung) bis nahe an das Kopfende des Schildes, also bedeutend weiter nach vorwärts, als in XVI a reichend, ohne Grenze mit dem in diesem Gebiete befindlichen peripheren Mesoblast zu confluiren. Die Schnitte durch das flache, etwa 250 μ lange, craniale Kopffortsatzende zeigen das auf Fig. 53, Taf. XI abgebildete Verhalten: eine zweischichtige, breite, vom Entoblast nicht abgrenzbare Platte, von der sich nicht entscheiden lässt, ob die dorsale Zellschicht derselben dem Kopffortsatz oder dem mit seinem Kopfende vom Kopfrande her verschmolzenen Mesenchym angehört. Etwas weiter caudal wird dieser Theil wieder einschichtig (Fig. 54, Taf. XI) und geht ohne Grenze in den rinnenförmigen, zunächst ebenfalls noch einschichtigen Theil des Kopffortsatzes über.

An der ventralen Seite treibt der plattenförmige Theil, wie aus den Figg. 53 und 54, Taf. XI der ersten Abhandlung ersichtlich, ebensolche Zellsprossen, wie der Darmentoblast kurz vor dem Erscheinen der Ursegmente im ganzen Gebiete des Vorder- und Hinterdarmes. Diese Erscheinung fehlt in der ganzen Ausdehnung des canalisirten oder rinnenförmig eröffneten Kopffortsatzes. Nur in dem das vorderste, eben noch canalisirte Ende desselben treffenden Schnitte hängt an der ventralen Canalwand ebenfalls ein solches sprossenartiges Anhängsel und markirt den Uebergang des axialen oder Chordaentoblastes in den Kopffortsatz. Vom Ectoblast in seiner ganzen Ausdehnung bis zum Knoten hin deutlich getrennt ist der Kopffortsatz mit seinen Flanken — mag er canalisirt oder Rinne oder Platte sein — von dem zu seinen Seiten liegenden Mesenchym jetzt nicht mehr zu trennen, obwohl ihn sein festes, epitheliales Gefüge scharf von den Mesenchymzellen unterscheidet. Ich halte die Verbindung des Kopffortsatzes mit dem Mesenchym nur für eine secundäre Verklebung, nicht für den Ausdruck einer Mesenchymproduction vom Kopffortsatz her und bemerke, dass eine Scheidung in parietalen und visceralen Mesoblast im Bereiche des Schildes zur Zeit noch nicht möglich ist.

Es sei noch beigefügt, dass ich in dem Kopffortsatze von Embryo XVII Bildungen, wie sie Graf Spee (51) in jüngster Zeit von Cavia beschrieben hat, gefunden habe, zu deren Deutung aber mein Material nicht ausreicht. Nur so viel erlaube ich mir zu bemerken, dass ich sie nach dem über die erste Abgliederung der Ursegmente Gesagten nicht zu deren Bildung, wie dies Graf Spee vermuthet, in Beziehung bringen kann.

Schild XVIII zeigt nach Grösse und Gliederung des Kopffortsatzes im Wesentlichen dieselben Verhältnisse wie XVII, nur ist die Gastrulaleiste länger (1135 μ lang), und ebenso hat der Kopffortsatz etwas an Länge

Digitized by Google

(er misst jetzt 525 μ) und Dicke zugenommen. Als wichtige Abweichung ist aber das Fehlen eines dorsalen Einganges in denselben zu betonen. Der Kopffortsatz beginnt erst cranialwärts vor dem tief in den Knoten einspringenden Gastrularinnenende blind. Der canalisirte Theil des Kopffortsatzes ist kurz, er erstreckt sich nur über fünf Schnitte. Sein Querschnitt ist in dieser Region rundlich, den Boden der Medullarrinne convex vorwölbend, dann wird er rechteckig, theilweise ventral in Gestalt einer Rinne eröffnet, um wieder in Canalform eine in manchen Schnitten auffallende — bis etwa zu fünf Zellen grosse — rundliche oder quer ovale Lichtung zu zeigen, die vielfach durch Confluenz zweier Lücken entstanden zu sein scheint. Es finden sich im Ganzen fünf kleine ventrale Eröffnungen des Kopffortsatzes. Fig. 9, Taf. V giebt das vorderste Ende desselben. Der Querschnitt des Kopffortsatzes ist hier, nachdem er schon vorher die Form einer aufgebogenen Rinne zeigte, wieder zum Canal geschlossen, unter ihm biegt sich der Entoblast als Rinne dorsal ein. Ich muss diesen Schnitt für die Uebergangsstelle des Kopffortsatzes in die vor dem Kopffortsatze gelegene und ebenfalls in die Chordabildung später einbezogene Entoblastplatte halten, die sich an denselben zuerst in Gestalt einer leicht dorsalconvexen Rinne, weiter cranial als flaches Band anschliesst, das ganz nahe bis an den cranialen Schildrand reicht.

Es lassen sich also in diesen beiden Serien an den zur Chordaanlage führenden Bildungen folgende Regionen unterscheiden:

1. Der aus dem Knoten hervorgewachsene canalisirte, im Querschnitt rundliche oder querovale, ventral noch nicht eröffnete und durchweg von geschlossenem Entoblast unterwachsene Theil des Kopffortsatzes. Sein Canal kann jetzt einen dorsalen Eingang auf der Knotenoberfläche (XVII) besitzen, durch den das tief in den Knoten einspringende Ende der Gastrularinne sich mit dem Kopffortsatzcanal in Communication setzt.

Dieser Theil ist in beiden Serien kurz, nur wenige Schnitte lang und charakterisirt sich durch die Dicke der drei- bis vierschichtigen Canalwand und die radiäre Anordnung ihrer epithelialen Zellen (Figg. 59, 60, 61, Taf. XI der ersten Abhandlung).

2. Der schon im senkrechten und queren Durchmesser verjüngte, meist nur noch doppelschichtige, weiter cranial sogar nur aus einschichtigem Cylinderepithel gebildete und theilweise schon eröffnete, im Querschnitt querovale oder mehr rechtekige (Figg. 56, 57, 58, Taf. XI) oder durch Auseinanderweichen seiner Zellenwand in Eröffnung begriffene längste Theil des Kopffortsatzes. Unter demselben ist der Entoblast vielfach unterbrochen, geht meist ohne Grenze in die Ränder der rinnenförmig eröffneten Regionen über und schliesst zwischen ihnen entweder als einschichtige

Digitized by Google

Lage freier Zellen oder zu einer feinen, wie es scheint, nachträglich durchreissenden Membran verdünnt (Fig. 56, Taf. XI der ersten Abhandlung) den Kopffortsatz ventral ab. Das vorderste Ende dieser Region zeigt in beiden Serien noch einmal in je einem Schnitte Canallichtung (Figg. 8 und 9, Taf. V dieser Arbeit).

3. Der vor dem ventral eröffneten Gebiete gelegene, vorderste, kurze, plattenförmige, weder vom Entoblast, noch von dem cranialwärts vor ihm gelegenen Mesenchym abgrenzbare, bedeutend verbreiterte Theil.

Mit Lieberkühn, v. Kölliker, Strahl, Selenka, Fleischmann und Carius rechne ich 1. und 2. zum Kopffortsatz der Gastrulaleiste, der durch die an mehreren Punkten etwa der Mitte seiner Länge zuerst platzgreifende ventrale Eröffnung sich allmählich aus der Canal- in die Rinnenform umbildet. Dagegen muss ich den ganzen plattenförmigen, cranial vor dem Kopffortsatze gelegenen Theil als eine mit dem vorderen Ende desselben verlöthete Entoblastplatte, die sich später rinnenförmig vom Entoblast abschnürt, auffassen, wie ich es auch schon in meiner ersten Abhandlung gethan habe, im Gegensatz zu den Autoren, die den Kopffortsatz bis zum cranialen Schildrande wachsen lassen und das fragliche Stück ebenfalls zum rinnenförmig eröffneten und schon zu einer Platte aufgebogenen Kopffortatz rechnen.

In gewisser Hinsicht hängt diese Frage mit der Deutung des Kopffortsatzes und seines Canales zusammen.

Die meisten Autoren, welche die beschriebenen Verhältnisse aus eigener Anschauung bei den Säugethieren (und Vögeln) kennen, fassen den Kopffortsatz einfach als „Chordaanlage“ oder „Chorda dorsalis“ auf, wie die Bezeichnungen „Chordawurzel“, „Chordawulst“ für das caudale, verdickte Ende des Kopffortsatzes, sowie „Chordacanal“, „Chordahöhle“, „Chordarinne“ fur die im Kopffortsatze vorhandene Lichtung zur Genüge beweisen. Sie setzen also an die Stelle der indifferenten Bezeichnung „Kopffortsatz“ einen präcisen, die morphologische Bestimmung des Kopffortsatzes andeutenden Namen. Graf Spee (51) nennt den Kopffortsatz neurenterischen Strang.

Ich habe, wie in meiner ersten Abhandlung, nach langem Ueberlegen die alte, nichts präjudicirende Bezeichnung beibehalten, weil mir die wiederholte Durchsicht meiner eigenen Praeparate und die Einsicht in die mir von Fachgenossen freundlichst demonstrirten Schnittserien durch andere Säugerembryonen mehr und mehr die Vermuthung aufdrängte, dass der Kopffortsatz ausser seinen ja ganz zweifellosen Beziehungen zur Chordabildung noch eine andere morphologische Bedeutung haben müsse, deren Klarstellung durch eine vergleichend embryologische Untersuchung mehr und mehr ein dringendes Postulat wird. Da man, wie es scheint, in

Digitized by Google

dieser Richtung in Bälde Aufschlüsse von anderer Seite erwarten darf,[1] beschränke ich mich darauf, nur die Zugehörigkeit des Kopffortsatzes zur Gastrulaleiste nach Entstehung, Bau und Canalisirung zu betonen.

In dem Kopffortsatze haben dann Lieberkühn und v. Köliker bei Kaninchen, Meerschweinchen und Maulwurf Canallichtungen gefunden und dieselben in ihren oben citirten Arbeiten als einen rudimentären neurenterischen Canal betrachtet, weil eine dorsale Mündung des Canals fehle. Heape (52) und ich (1) haben dann fast gleichzeitig und unabhängig von einander, der eine beim Maulwurf, der andere beim Schafe, den dorsalen Eingang beschrieben und den Kopffortsatzcanal mit dem von Gasser bei den Vögeln entdeckten neurenterischen Canal identificirt, welcher das craniale Primitivstreifenende, also eine später in das Gebiet der Medullarfurche einbezogene Region mit dem Darmentoblast verbindet. In jüngster Zeit wurde dann von Strahl (50) beim Kaninchen, von Beneden (54) bei der Fledermaus, von Graf Spee (51) und von Giacomini (53) beim Kaninchen und Meerschweinchen ein wohlausgebildeter, entweder nur mit ectoblastischem Eingang versehener oder auf der Ectoblast- und Entoblastseite ausmündender Kopffortsatzcanal beobachtet, der (theilweise?) einem neurenterischen Canal entspricht, dessen Vorkommen somit auch bei den Säugethieren wohl als ausser Zweifel gestellt betrachtet werden darf. Freilich scheint derselbe nicht jedesmal in voller Entwickelung aufzutreten und besteht nur kurze Zeit, ein Grund, warum er wohl noch immer von einzelnen Autoren, z. B. von Fleischmann (27) bei der Katze und von Selenka (40) beim Opposum vermisst wird; auch erhält er dadurch, dass sein im Knoten gelegener Theil durch Einstülpung des Ectoblasts, sein im Kopffortsatz gelegener Theil aber durch Auseinanderweichen der Zellen in dessen Axe entsteht, sowie durch das Vorkommen mehrfacher Lichtungen in einem Schnitt und die gleichzeitige, an mehreren hinter einander gelegenen Stellen eintretende, ventrale Eröffnung ein weniger schematisch klares Gepräge, als bei den niederen Amnioten. Er unterscheidet sich ferner, wenigstens beim Schafe, von der homologen Bildung bei den unter den Säugern stehenden Amnioten vor Allem dadurch, dass er niemals das Medullarrohr und den Darm verbindet, sondern schwindet, ehe die später in der Medullarfurche aufgegangene Region der Primitivrinne, auf welcher er mündet, zum Rohre geschlossen wird, und somit nicht, wie für die Reptilien sichergestellt ist, allmählich mit dem Längenwachsthum der Chorda nach rückwärts wandert.

[1] Siehe die inzwischen erfolgte Mittheilung van Beneden's, *anatomischer Anzeiger*, III. Jahrg, Nr. 23—25, S. 709 u. ff., mit deren Inhalt ich mich nur theilweise einverstanden erklären kann.


Digitized by Google

Damit aber erweist sich unser Canal nur als Rudiment des neurenterischen Canals der niederen Amnioten und ich möchte ihn jetzt einmal aus diesem Grunde, dann aber auch wegen seiner Beziehungen zum Kopffortsatze und zum Unterschiede gegen weitere, im Caudalende der Gastrularinne auftretende Canalrudimente als Kopffortsatzcanal und seinen in den Darm führenden, im cranialen Gastrularinnenende gelegenen Eingang als Kopffortsatzblastoporus[1] bezeichnen. Dieser Eingang schwindet, wie wir sehen werden, nach kurzem Bestand, kurze Zeit, ehe die Ursegmente auftreten, einmal durch das Weitergreifen der Medullarfurche in caudaler Richtung ins Gebiet der Gastrularinne, dann aber vor Allem durch die in dieser Zeit aus der Axe der Gastrulaleiste in caudaler Richtung platzgreifende Chordaanlage.

Die mehrfache und unregelmässige ventrale Eröffnung des Kopffortsatzcanales macht die Bestimmung seines vordersten Endes und damit die Abgrenzung des cranialen Endes des Kopffortsatzes sehr schwierig, ja nach den mir vorliegenden Praeparaten, da möglicherweise zwischen den Embryonen XVI a und XVII Uebergangsstadien in der Anlage der Chorda aus Kopffortsatz und entoblastischer Chordaplatte fehlen können, nahezu unmöglich, um so mehr als ich kein Praeparat zu Gesicht bekam, das eine stricte Bestimmung der Lage der ersten ventralen Eröffnungsstelle, sowie eine Bestimmung gestattet, wie weit der Canal überhaupt cranialwärts reicht oder vor Aufbiegung der Kopffortsatzrinne gereicht hat. Ich habe in meiner ersten Abhandlung die Ansicht vertreten, dass das ganze vor der am meisten cranial gelegenen ventralen Mündung des Kopffortsatzcanales gelegene Stück der Chordaanlage aus einer mit dem vorderen Ende des Kopffortsatzes verlötheten und verdickten axialen Entoblastplatte, aus Chordaentoblast bestehe und hoffte diese Anschauung durch weitere Praeparate stützen und zugleich die Ausdehnung dieses Stückes stricte bestimmen zu können.

Meine Ausbeute ist aber für die Lösung dieser Frage unzureichend geblieben und ich kann mich nicht mit Sicherheit darüber äussern, wie weit der Kopffortsatz auf der Höhe seiner Ausbildung nach vorne reicht, wie weit er canalisirt, nachträglich eröffnet und zur Rinne umgestaltet wird. Eine wiederholte Durchmusterung meiner Praeparate ergiebt, dass er in den einschlägigen Stadien weit nach vorne, bis in die Nähe des cranialen Schildrandes reicht, da in Serie XVII der 17. und in Serie

[1] In einem früheren Aufsatze (26) habe ich von Chordacanal und Chordablastoporus gesprochen. Da diese Bezeichnungen, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, nicht ganz praecise sind, da man von einem „Chordacanal" erst nach wirklicher Bildung der Chorda, d. h. nach ihrer definitiven Abschnürung aus dem Entoblast sprechen darf, möchte ich bis zur Klarstellung des morphologischen Werthes des Kopffortsatzes lieber den oben gebrauchten, nichts präjudicirenden Namen vorziehen.

Digitized by Google

XVIII der 12. Schnitt (Figg. 8 und 9 Taf. X dieser Abhandlung) vom Schildrande her Canallichtung im vordersten Ende des Kopffortsatzes zeigen. Vor diesen Schnitten ist die Chordaanlage zunächst nur in Plattenform zu erkennen. Hier müsste also entweder die Eröffnung des Kopffortsatzcanales zur Rinne und die Aufbiegung seiner Wand zur Platte schon stattgefunden haben, was in Anbetracht dessen, dass die erste ventrale Eröffnung nach meinen Erfahrungen etwa in der Mitte des Kopffortsatzes zuerst eintritt, und von da in cranialer und caudaler Richtung weiter greift, unwahrscheinlich ist — es sei denn, dass die Eröffnung ganz unregelmässig in grösserer Ausdehnung an mehreren Stellen gleichzeitig eintreten kann; oder es legt sich, wie ich annehmen muss, der vordere flache Theil der Chordaanlage von vornherein nur in Gestalt einer kurzen als axiale Entoblastverdickung auftretenden Platte an, mit der das craniale Ende des Kopffortsatzes sich so innig verbindet, dass eine Grenze zwischen beiden nicht zu finden ist. Immerhin bleibt die Betheiligung des Entoblastes an der Chordabildung in Anbetracht der Kürze dieser Platte im Verhältniss zur Länge des Kopffortsatzes zunächst wenigstens eine sehr geringe, mit anderen Worten: Bei den Säugethieren ist durch die Ausbildung des sehr langen Kopffortsatzes und die dadurch bedingte Länge des neurenterischen, beziehungsweise Kopffortsatzcanales der Chordaentoblast sehr reducirt worden.

Meine Zustimmung zu der von Lieberkühn, v. Kölliker, Strahl und Carius vertretenen Ansicht, dass die Chordaanlage bis zur Chordaplatte aus dem rinnenförmigen, oder, nach seiner ventralen Aufbiegung, in den unterbrochenen Entoblast eingelagerten Kopffortsatz enstanden ist, gewinnt vielleicht dadurch an Werth, dass sie erst das Ergebniss wiederholten Studiums meiner Serien ist. Ich fasste früher die Chordaanlage der Hauptsache nach einfach durch Abschnürung vom Darmentoblast her entstanden auf, unterschätzte die Länge des Kopffortsatzes und lernte erst nachträglich Schritt vor Schritt das Irrige dieser Anschauung einsehen. Darin aber, dass das vor dem Schnitt 17 und 12 (Figg. 8 und 9, Taf. III) gelegene plattenförmige Chordastück im Gegensatz zu den genannten Autoren, die jede Betheiligung des Entoblastes an der Chordabildung ausschliessen, als entoblastogen aufzufassen ist, bestärkt mich weniger die absolute Unmöglichkeit, die Zellen desselben von den benachbarten Entoblastzellen abzugrenzen, welche sich in dieser Richtung vielfach als trügerisch erweist, als vielmehr das Vorhandensein der in Figg. 53 und 54, Taf. XI, abgebildeten Zellsprossen, wie solche nur der Entoblast im Bereiche des geschlossenen Vorder- und Hinterdarmes treibt, und der Umstand, dass ich in dieser Region niemals canalisirten, vom Entoblast unterwachsenen Kopffortsatz zu finden im Stande war.

Digitized by Google

II. Embryonen mit Ursegmenten.

Schild XIX (Fig. 52, Taf. XI der ersten Abhandlung) ist, wiewohl noch einer Segmentirung entbehrend, deswegen hier abzuhandeln, weil die Gliederung seiner Chordaanlage mehr den folgenden, als den bereits abgehandelten Stadien gleicht.

In dem $2^1/_2$ mm langen Schild fällt der grosse in den Schnitten den Ecto- und Entoblast in gleicher Weise convex vorwölbende Knoten auf, von dem aus die Gastrulaleiste in bekannter Weise von dem jetzt eine compacte Lage im Bereiche des Schildes bildenden Mesenchym mit ihren Flanken nicht abgrenzbar bis zum Caudalende verläuft.

Fig. 55, Taf. XI der ersten Abhandlung zeigt dieses Verhalten der Gastrulaleiste zum Mesenchym in der caudalen Schildregion. Ein Endwulst fehlt noch

Die Medullarfurche, unter deren caudalem verseichtenden Theil der Kopfknoten liegt, ist gut ausgebildet.

Eine Communication des auf drei Schnitten als enge und tiefe Einsenkung in den Knoten einspringenden cranialen Gastrularinnenendes mit dem Kopffortsatzcanal ist mit Sicherheit nicht mehr nachweisbar. Auf dem dritten Schnitte cranialwärts vom Gastrularinnenende beginnt der Kopffortsatzcanal als quergestellte Spalte im rundlichen Kopffortsatzquerschnitt, unter dessen ventralem Contour schon eine Lücke im Entoblast auffällt. Der Canal öffnet sich dann nach kurzem Verlaufe durch zwei ventrale Spalten, zwischen welchen noch membranartig verdünnter Entoblast die Unterfläche des Kopffortsatzes überzieht.

Im Gebiete, wo später die ersten Ursegmente auftreten, nimmt der stark verjüngte Kopffortsatzquerschnitt die Form einer ventral offenen Rinne mit rechteckig abgebogenen Rändern an, in die der Entoblast ohne Grenzen übergeht. Weiter cranialwärts findet sich noch eine, jedenfalls bald in der Mitte durchreissende Entoblastmembran, vor welcher dann der Kopffortsatz in eine verdickte Platte ausläuft, die aber jetzt durch die tief und steil einspringende Medullarfurche in ventraler Richtung leicht convex vorgewölbt wird. In mehreren Schnitten durch dieses Gebiet findet sich überhaupt gar keine Andeutung eines Kopffortsatzes mehr, derselbe ist durch Aufbiegung der Rinnenränder so sehr verflacht und so innig dem Entoblast eingelagert worden, dass er seine ursprüngliche Selbstständigkeit an der betreffenden Stelle gänzlich verloren hat. Erst unter dem vorderen Ende der Medullarfurche fällt wieder ein nur auf wenigen Schnitten wiederkehrender, dorsalconvexer, rinnenförmiger, also schon in Abschnürung begriffener Chordaentoblast auf, der sich erst vier Schnitte hinter dem cranialen Schildrande verliert, also etwa eben so weit, wie in den vorigen Serien nach vorne reicht. Vom

Digitized by Google

Mesenchym zu seinen Seiten ist der Kopffortsatz und der Chordaentoblast mit Ausnahme der Region, in welcher der erstere mit dem Knoten zusammenhängt, jetzt durchweg gut abgegrenzt. Sein in früheren Serien bemerkbarer Zusammenhang mit dem Mesenchym ist also nur ein vorübergehender.

In den Querschnittserien von XX, XX a und XXII, sowie in der Sagittalserie von XXI ist die Gastrulaleiste schon in starker Verkürzung begriffen. Sie misst in Serie XXII nur noch 585 μ zu 3 mm Embryonallänge.

Der Kopfknoten ist, wie die Messungen ergeben, zwar noch deutlich modellirt, sein Zusammenhang mit dem Mesenchym aber ist gelockert, weniger innig als an den Flanken der Gastrulaleiste. Die zahlreichen Mitosen sowohl im Centrum als auch am Rande der Gastrulaleiste deuten auf rege Zellvermehrung in ihrem Gebiete. Vom Entoblast ist die Gastrulaleiste durchweg gut abgrenzbar, einmal durch die flachen Zellquerschnitte des ersteren, dann aber auch durch die dunklere Färbung derselben in Hämatoxylin und Carmin. Die Gastrularinne ist noch gut entwickelt, verseichtet aber in caudaler Richtung stark. Die ihren Boden bildenden cylindrischen Zellen sind zwei- bis vierfach geschichtet und ähneln den Zellen der Medullarfurche. Sie sind von den letzteren nur dadurch unterschieden, dass sie eben mit der Gastrulaleiste noch aufs innigste zusammenhängen. Es lässt sich schon in diesem Entwickelungsstadium aufs schönste erkennen, dass die Gastrularinne dadurch, dass die sie begrenzenden Zellen Cylinderform annehmen, sich schichten und sich nachträglich von der Gastrulaleiste trennen, unter allmählicher Verbreiterung und Vertiefung der Rinne selbst direct in Medullarfurche umgebildet wird (Figg. 20 und 21 Taf. II).

Im Gebiete des Hinterdarmes wölbt die Gastrulaleiste, deren dorsoventrale Achse sich beträchtlich vergrössert, den Entoblast ventral convex vor, ihr Gefüge wird fester, ihr Zusammenhang mit dem Mesenchym an ihren Flanken inniger.

In diesem Gebiete ist die Gastrularinne, wie in der vorigen Serie, stark verseichtet. Die durch die Gastrulaleiste bedingte Vorwölbung des Entoblastes flacht sich hinter der Gastrularinne rasch ab. Die medullarplattenartige Epithelauskleidung der Gastrularinne verschmälert sich, wird allmählich nur zweischichtig und bildet gegen das Caudalende derselben zu eine Art solid einspringenden Keiles mit leichter dorsaler Einbuchtung (Fig. 19 Taf. II). Die Bildung der dicht hinter dieser Stelle schon sehr früh auftretenden Afteranlage in Gestalt der Aftermembran werde ich später besprechen.

Digitized by Google

Die Längsschnittserie von XXI erhärtet das Fehlen jeder Spur eines Kopffortsatzblastoporus in diesem Stadium. Auch in späteren Stadien ist weder auf Längs- noch auf Querschnitten eine Spur des Kopffortsatzblastoporus mehr zu finden. Derselbe schwindet nach verhältnissmässig kurzem Bestehen schon vor dem Auftreten der ersten Ursegmente bis auf Reste des Canales im Caudalende des Kopffortsatzes. Die diesen Schwund bedingenden Ursachen liegen einmal im caudalen Weitergreifen der Medullarfurche ins Gebiet der Gastrularinne und dann in der in caudaler Richtung platzgreifenden Chordabildung aus der Axe der Gastrulaleiste.

In dem Medianschnitt durch die vordere Körperhälfte von XXI (Fig. 16, Taf. III) läuft die Chordaanlage cranial, ohne irgend welche Abgrenzung, in das zwei- bis dreifach geschichtete Cylinderepithel des Vorderdarmes aus und besteht, soviel sich aus Längsschnitten überhaupt erkennen lässt, im ganzen vor den Ursegmenten gelegenen Abschnitte aus einschichtigen cubischen oder cylindrischen, im Gebiete der Segmente dagegen aus flachen Zellen.

Hinter der segmentirten Region ist der Kopffortsatz vom Entoblast unterwachsen und geht ohne jede Abgrenzung in die Gastrulaleiste über.

In Serie XXII ist der Kopffortsatz durch seinen geringeren Querschnitt und seine Trennung vom Ectoblast noch deutlich von dem dickeren Knoten abgrenzbar (Fig. 1 und 2 Taf. V). Er zeigt im Gebiete hinter den Ursegmenten zuerst querovalen, dann weiter cranial mehr rechteckigen Querschnitt, dessen Seiten sich schon nach wenigen Schnitten in cranialer Richtung, wie in den vorigen Serien, vom Mesenchym an seinen Flanken abgrenzen. Canalisirung fehlt.

Auch die Abgrenzung des Kopffortsatzes vom Boden der Medullarfurche und vom Entoblast, den er im Gebiete nächst dem Knoten etwas ventral vorwölbt, ist theils durch Contour, theils durch die intensivere Färbung der Entoblastzellen deutlich (Figg. 1 und 2 Taf. V). Die dorsale Vorbuchtung des Bodens der Medullarrinne durch das dicke Caudalende des Kopffortsatzes ist verschwunden, der Kopffortsatzquerschnitt beginnt jetzt schon dicht vor dem Knoten mehr viereckig zu werden. Unter zunehmender Abflachung seines Querschnittes nehmen in cranialer Richtung die Zellen an der dorsalen Kopffortsatzseite cylindrische Gestalt an, während die Zellen an der ventralen Seite (Fig. 3, Taf. V) im Querschnitte flachere Formen zeigen. Erst auf dem 31. Schnitte vor dem Knoten trennt sie eine quergestellte Spalte von den Zellen der dorsalen Kopffortsatzhälfte. Diese Spalte zeigt nur noch der nächste Schnitt. Es findet sich also in diesem Entwickelungsstadium nur noch eine geringe Spur des caudalen Theiles des Kopffortsatzcanals an einer Stelle, die

Digitized by Google

etwas vor der Mitte des Embryo liegt und etwa der urspünglichen Lage des caudalen Canalendes entsprechen dürfte. Ein Weitergreifen der Canalisirung nach hinten ist in dieser Serie nicht nachweisbar. Von der canalisirten Stelle ab flacht sich der Kopffortsatz in cranialer Richtung unter Abnahme seiner Schichtung sehr rasch ab und wird auf dem 36. Schnitte vor dem Knoten zu einer einschichtigen, aus cylindrischen Zellen bestehenden Platte, unter welcher der Entoblast zuerst membranartig verdünnt hinzieht, um alsbald auch in mehreren Schnitten sich zu eröffnen. Der Kopffortsatz liegt jetzt, die Schnitte fallen dicht hinter die Ursegmentregion im Bereiche der noch nicht segmentirten Ursegmentplatten, wie ein flaches Schaltstück dem unterbrochenen Entoblast auf (Fig. 4, Taf. V) und es scheint an dieser Stelle die der Eröffnung des Kopffortsatzcanales folgende Aufbiegung der Rinnenränder der Lösung des Entoblasts unter dem Kopffortsatze vorausgeeilt zu sein. Ein Zusammenhang des bezüglich seiner Zellenmasse sehr stark reducirten Kopffortsatzgebietes mit den Ursegmentplatten findet nirgends statt.

Im Gebiete der Ursegmente — vom 50. Schnitte vor dem Knoten an — fehlt der Entoblast vollständig unter dem Kopffortsatz. Dieser erscheint jetzt um so mehr als eine cranialwärts sich vertiefende, rinnenförmige Entoblastausbuchtung, als eine Abgrenzung zwischen seinen Zellen und den Entoblastzellen zu finden unmöglich ist. Nur die cubische Form seiner jetzt an Zahl etwas vermehrten cubischen oder cylindrischen, mitunter alternirend gestellten Zellen fällt gegen die etwas niedrigeren Querschnitte der Entoblastzellen auf. Unter rasch zunehmender und bedeutender abermaliger Verjüngung biegt sich nun der Kopffortsatz nahezu rechteckig (Fig. 5, Taf. V) vom Entoblast ab, um sich dann im Gebiete der vordersten Segmente rasch wieder zu einer Platte abzuflachen und vor derselben (Figg. 6 und 7, Taf. V) dem Entoblast so innig einverleibt zu werden, dass man in dieser Region die Existenz des Kopffortsatzes nicht einmal mit starken Vergrösserungen erkennen kann, trotzdem er ja in früheren Entwickelungsstadien an dieser Stelle als deutlich markirte, selbständige Rinne oder Platte vorhanden war. Erst an dem 105. Schnitte vor dem Knoten findet man wieder die durch die mehr cylindrische Form ihrer Zellen deutliche Entoblastplatte, die dann cranial Rinnenform annimmt und erst nahe dem blinden Ende des Vorderdarmes im 6. Schnitte hinter dem cranialen Rande des Embryo sich wieder in die gewöhnlichen Entoblastzellen verliert.

In den Serien durch XXIII und XXIIIb ist der Kopfknoten der Gastrulaleiste nicht mehr vorhanden. Das craniale Ende derselben ist vielmehr im Vergleiche zu den etwas weiter caudal gelegenen Querschnitten wesentlich verjüngt ($188\mu : 240\mu$) und nur durch den Zu-

Digitized by Google

sammenhang seiner Zellen mit dem Boden der rückwärts ins Gebiet der Gastrularinne weitergreifenden Medullarfurche noch als Gastrulaleiste gekennzeichnet. Dieselbe ist auf 660 μ zu 5 ^{mm} Embryonallänge (XXIII) verkürzt, durchweg vom Ectoblast gut abgrenzbar. Die Gastrularinne ist verseichtet. Ihre drei- bis vierfach geschichteten, schlank cylindrischen Zellen markiren die Umbildung in Medullarfurche. Die ganze Länge der Rinne beträgt 480 μ. Hinter derselben wird der plattenförmig verdickte Entoblast durch die caudal an Dicke zunehmende Gastrulaleiste zwar etwas convex vorgewölbt, aber ein eigentlicher Endwulst ist noch nicht deutlich modellirt. Diese noch diffuse Auftreibung des Caudalendes der Gastrulaleiste fällt gegen die Aftermembran ab.

Die in beiden Serien auffallende Verkürzung der Gastrulaleiste ist bedingt durch die Umbildung ihres cranialen Endes in Chorda. Die Abgliederung derselben vom Ectoblast erlaubt die sichere Bestimmung ihres jeweiligen Caudalendes, das jetzt schon weiter nach rückwärts, als ursprünglich der Kopfknoten lag, verfolgt werden kann. Die Chordaanlage greift also in caudaler Richtung dadurch weiter, dass die Axe der Gastrulaleiste direct in Chorda umgebildet und vom Ectoblast,[1] Entoblast und dem Mesenchym getrennt wird (Fig. 9, Taf. IV). Es ist dieser Theil der Chordaanlage identisch mit dem Primitivstreifentheil Schäfer's und Balfour's, Gastrulaleistentheil der Chordaanlage will ich ihn nennen. Diese Umbildung vollzieht sich aber nicht in continuirlicher Abspaltung der Chorda in caudaler Richtung, sondern es werden mehrere wechselnd lange, hinter einander liegende Chordaabschnitte durch gleichzeitig auftretende Spalten von ihrer Umgebung isolirt und durch die schliessliche Confluenz derselben grössere Chordastücke mit einem Male gebildet.

Der Ort des ersten Auftretens der Spalten ist kein regelmässiger. Bald tritt die dorsale, bald treten die lateralen zuerst auf. So kommt es, dass man zwischen schon wohl differenzirten Chordastücken Strecken findet, die zwar vom Mesenchym allseitig abgegliedert, aber noch mit dem Ectoblast in Zusammenhang stehend, scheinbar noch Gastrulaleiste sind. Ihre rechteckige Querschnittsform, sowie die vor und hinter ihnen befindlichen, schon allseitig abgetrennten Theile beweisen, dass auch sie alsbald in Chorda übergeführt zu werden im Begriffe sind. Ein „Chordawulst“, wie er sich vor dem Knoten ausbildet, kommt in dieser Gegend entweder gar nicht

[1] Ectoblast, denn wegen des Weitergreifens der Medullarfurche in's Gebiet der Gastrularinne, das stets vor der Abgliederung der Chorda in caudaler Richtung herläuft, haben sich die die Gastrularinne auskleidenden Zellen des Urentoderms in Medullarzellen umgewandelt und man kann von Urentodermzellen nicht mehr reden.



mehr oder nur andeutungsweise zur Entwickelung. Man kann sagen, derselbe verliert sich im Allgemeinen parallel der weiter nach hinten sich vollziehenden Chordabildung schliesslich ganz.

Fast in der ganzen Ausdehnung, aus der die Chordaanlage aus der Gastrulaleiste hervorgeht, ist und bleibt sie mit Ausnahme der ursprünglich im Bereiche des Kopfknotens und der dicht hinter ihm gelegenen Region vom Entoblast unterwachsen, ohne je die verschiedenen Stadien des canalisirten Kopffortsatzes zu durchlaufen, meist solide. Dieser Theil der Chordaanlage wird direct, ohne dem Entoblast eingeschaltet zu werden, in definitive Chorda umgebildet.

Nur in Ausnahmsfällen findet man in der Axe des vordersten Theils dieses Stückes vereinzelte Lichtungen, ein Beweis dafür, dass der Kopffortsatzcanal auch nach dem Verstreichen seiner dorsalen Oeffnung auf dem Kopfknoten, wie namentlich spätere Stadien zeigen, noch theilweise sich in caudaler Richtung ausbildet. Ja es kann auch die Entoblasteröffnung mitunter in caudaler Richtung noch über die ursprüngliche Region des Kopfknotens hinaus um ein, allerdings nur unbedeutendes, Stück weitergreifen. In einzelnen Serien fand ich in diesem Gebiete sogar noch eine auf kurze Strecken nach hinten verfolgbare Rinnenbildung. Es liegt hier also eine Art Uebergangsgebiet zwischen Kopffortsatz und Gastrulaleistentheil der Chorda vor, in welchem die Tendenz zur Canalisirung und ventralen rinnenförmigen Eröffnung auch für den Gastrulaleistentheil der Chordaanlage sich markirt, aber der ganze Prozess bleibt rudimentär, unregelmässig und sistirt, nachdem er ein wechselnd weites, immer aber nur unbedeutendes Stück in caudaler Richtung vorgeschritten ist.

Andeutungen dieser Vorgänge hat auch Lieberkühn beim Kaninchen gefunden.

Der weitaus grösste Theil der Chordaanlage bildet sich also einerseits in Gestalt des Kopffortsatzes, andererseits als Gastrulaleistentheil der Chordaanlage aus ein und demselben gleichwerthigen Zellmaterial, aus der epithelialen Wand der Gastrulaleiste und verbindet sich cranialwärts mit einer ursprünglich sehr kurzen, rinnenförmigen Ausstülpung des Darmentoblasts = dem Chordaentobast.

In cranialer Richtung wird jetzt der Kopffortsatz unter rascher Reduction seiner Höhe und Breite wieder zu einem in ganzer Ausdehnung rinnenförmig eröffneten oder plattenförmig aufgebogenen und theilweise dem Entoblast auf's Innigste eingelagerten Schaltstück (s. die Figg. 8—2, Taf. IV), dessen in der Caudalregion ursprünglich doppelschichtige Wand sich noch im Gebiete hinter den Segmenten auf eine einzige Zellschicht reducirt,

Digitized by Google

die sich nur durch ihre Cylinderform von den cubischen Darmentoblastzellen abgrenzt. Auch im segmentirten Gebiete besitzt der Kopffortsatz Rinnenform und seine Zellen unterscheiden sich jetzt, abgesehen von ihrer Form, auch noch durch ihre auffallend helle Farbe deutlicher von den dunkler tingirten Entoblastzellen. Die Breite des Kopffortsatzes ist jetzt auf nur vier bis sechs Zellen reducirt. Im Gebiete der vordersten Ursegmente liegt er plattenförmig aufgebogen den mit scharfem Rande von rechts und links her unter ihm endenden Entoblastzellen auf, um vor den Segmenten im Gebiete der Pleuropericardialhöhle wieder völlig zu verstreichen (Figg. 5—2, Taf. IV). Erst ein paar Schnitte cranial vom Rande der vorderen Darmpforte markirt sich wieder Chordaentoblast wie bei XXII als seichte, nur 45 μ lange, beinahe bis zum blinden Ende des Vorderdarmes reichende Rinne, deren Zellen weder durch Form- noch durch Farbenunterschiede vom Entoblast zu unterscheiden sind.

In Serie XXIII b ist dieses kurze, aber mit reichlichen Mitosen versehene Stück etwas länger, etwa 90 μ lang, und in einer für dieses Stadium sehr frühen, rinnenförmigen, ja zum Theil schon röhrenförmigen Abschnürung begriffen.

Die ganze Chordaanlage wächst jetzt, wie eine Controlle der in ihr vorfindlichen Mitosen ergiebt vorzugsweise, von ihrem mitosenreichen Caudal- und Cranialende aus in die Länge, und im Vergleich zu früheren Stadien unter deutlicher Verjüngung ihres Kalibers. Im Mittelstück sind Mitosen nur ganz vereinzelt zu finden. Die namentlich im Mittelstück auffallende Verjüngung ist möglicherweise dadurch bedingt, dass sich dessen Zellen zum Theil hinter einander stellen.

Die Serien XXIV, XXIV b und XXV zeigen die fortschreitende continuirliche Verkürzung der Gastrulaleiste, das allmähliche Verschwinden der Gastrularinne und die scharfe in XXV vollendete Modellirung eines Endwulstes, auf den die Gastrularinnenbildung überhaupt niemals übergreift, sondern auf dem die Anlage des Rückenmarkes direct durch die Umbildung der flachen gut abgrenzbaren Medullarplatte zur Medullarfurche sich vollzieht, ohne je das Stadium der Gastrularinne zu durchlaufen.

Die Anlage des Centralnervensystems geschieht also in dem hinter der Gastrularinne gelegenen Embryonalgebiete in ähnlicher Weise, wie in dem vor derselben gelegenen Theile, nur mit dem Unterschiede, dass der Medullarrinnenbildung vorn die Bildung der primären Medullarrinne vorangeht, während hinter der Gastrularinne primäre Medullarrinne niemals gebildet wird.

Digitized by Google

	Embryonallänge	Gastrulaleiste + Endwulst	Gastrularinne	Länge der ganzen Chordaanlage
N. XXIV	$4^1/_2$ mm	645 μ	203 μ	2040 μ
Nr. XXIV b	4 „	565 „	105 „	1935 „
Nr. XXV	5 „	435 „	—	2610 „

Die Embryonen XXIV und XXIV b bilden bezüglich der genannten Punkte die Uebergangsstufen zu XXV, so namentlich in Beziehung auf die Ausbildung des Endwulstes, der hinter der Gastrularinne schon in XXIV b die Medullarplatte dorsal convex vorzuwölben beginnt (Fig. 4, Taf. III).

In XXIV b und XXV ist die Gastrulaleiste fast ganz auf den dorsal convexen, 152 μ hohen, 320 μ breiten und 410 μ langen Endwulst reducirt, der caudalwärts in steiler Flucht gegen die Aftermembran abfällt, nach vorwärts aber mit verjüngtem, querovalen Querschnitte in die Chorda übergeht (Fig. 5, Taf. III). Dorsal mit den Zellen der Medullarplatte, die er convex vorwölbt, innig verbunden, grenzt er sich vom Entoblast, der ihn ventral überzieht, durchweg gut ab. Sowohl im Endwulst, als auch in den drei- bis vierfach geschichteten, sich sehr intensiv färbenden Cylinderzellen der Medullarplatte finden sich massenhaft Mitosen. Die etwa 360 μ breite Medullarplatte hängt nur in der Mitte mit dem Endwulst zusammen und grenzt sich mit ihren Seitentheilen scharf von dessen dicht gedrängten, ein indifferentes Gewebe bildenden, rundlichen Zellen ab. Nach vorwärts geht die Medullarplatte direct in die jetzt gleichzeitig mit der Chordaabgliederung caudalwärts weitergreifende Medullarfurche über (s. Figg. 5 und 6, Taf. III).

Der hinter den Ursegmenten gelegene Theil der Chordaanlage ist bei XXV in voller Abgliederung aus der Gastrulaleiste begriffen, man findet in deren Gebiet vier hinter einander liegende, schon abgegrenzte Stücke, zwischen denen nur in ganz kleinen Strecken der Zusammenhang mit dem Ectoblast noch nicht gelöst ist. In Fig. 6, Taf. III von XXIV b, ist die Chorda allseitig gut abgegrenzt, 108 μ breit, 44 μ hoch, wölbt aber die 348 μ breite Medullarfurche nicht mehr vor, wie es noch etwas weiter hinten in Fig. 5 der Fall ist.

Weiter cranialwärts biegt sich die Medullarfurche schärfer auf und wird 320 μ breit. Unter ihr ist die Chordaanlage verjüngt 96 μ breit, 42 μ hoch. Ihre von da ab in cranialer Richtung rasch zunehmende Verjüngung geht Hand in Hand mit einer Abflachung ihres dorsalen Contours, dem die Medullarfurche vertieft und verengt aufliegt (Fig. 10, Taf. IV). Zugleich beginnen sich die peripheren Ränder ihrer Zellen schärfer

zu contouriren, es wird dadurch die Abgrenzung der Chordaanlage gegen ihre Umgebung eine sehr präcise. In caudaler und cranialer Richtung aber verliert sich diese scharfe Abgrenzuag. Die Chordaanlage misst jetzt 28 μ im dorsalen, 36 μ im transversalen Durchmesser. Die Medullarfurche ist im Lichten gemessen 32 μ breit und 96 μ tief. In allen drei Serien ordnen sich die Chordazellen im Gebiete hinter den Ursegmenten radiär um ein Centrum. Sie umschliessen in Serie XXIV und XXIV b noch Reste des caudalwärts weitergreifenden Kopffortsatzcanals, von dem in XXV keine Spur mehr zu finden ist. In allen drei Serien aber ist die betreffende homologe Stelle vom Entoblast unterwachsen.

Im Gebiete der Ursegmente verhält sich die Chordaanlage insofern in den einzelnen Serien verschieden, als sie in XXIV noch als rinnenförmiges, aus sieben bis neun hellen Zellen bestehendes Schaltstück auf's Innigste mit dem Entoblast verbunden, in XXIV b dagegen in voller Abschnürung vom Entoblast begriffen ist. Ueber diese secundäre Abschnürung vom Entoblast kann deswegen kein Zweifel bestehen, weil man die Chorda in diesen Gebieten in früheren Stadien als ganz flache Rinne oder Platte findet.

Erst dieser, der Einlagerung des rinnigen oder platten Kopffortsatzes in den Entoblast folgende Abschnürungsprocess führt zur definitiven Chordabildung, erst jetzt darf man also streng genommen von „Chorda“ und Chordahöhle reden, so weit man in der abgeschnürten Chorda noch Reste der abgeschnürten Darmlichtung damit bezeichnen will. Man hat also in der Genese der Chorda stricte auseinander zu halten den erst soliden, dann canalisirten Kopffortsatz, seine ventrale Eröffnung, Aufbiegung zur Rinne resp. Platte und innige Einlagerung in den unter ihm eröffneten Darmentoblast. Nach hinten geht der Kopffortsatz in den Gastrulaleistentheil, nach vorne in den Chordaentoblast ohne stricte Grenze über, all das zusammen repräsentirt die Chordaanlage, die erst nach Abschnürung des Chordaentoblasts und des dem Entoblast als Schaltstück eingelagerten Kopffortsatzes in definitive Chorda umgewandelt wird. Nur der Chordaentoblast am Cranialende und Gastrulaleistentheil am Caudalende wird, wie aus dieser Schilderung ersichtlich, direct in die Chorda übergeführt, durch die Zubildung aus Endwulst wächst die Chorda nach hinten, durch weitere Wachsthumsvorgänge am abgeschnürten Chordaentoblast nach vorne.

Was die ganze, der definitiven Abschnürung der Chorda vorausgehende Canalisirung und Einlagerung des Kopffortsatzes in den Entoblast bedeutet, ist, mir wenigstens, zur Stunde noch absolut unklar. Ein Verständniss dieser Vorgänge ist nur durch Erkenntniss der morphologischen Bedeutung des Kopffortsatzes zu erhoffen.

Digitized by Google

Die Chorda zeigt jetzt im Querschnitt die Form eines senkrecht gestellten Ovales oder ist stielrund, hängt aber mit ihren Rändern noch vielfach deutlich mit dem Entoblast zusammen und enthällt in ihrer Axe noch theilweise eine durch die faltenartige Abschnürung entstandene Lichtung, den Chordacanal. Nur im Gebiete der cranial gelegenen Ursegmentpaare ist die Abschnürung noch nicht im Gange. Hier liegt der Kopffortsatz noch als rinnenförmiges Schaltstück im Entoblast.

In XXV hat sich die Chordaanlage mit Ausnahme ihres in dem Bereiche der vordersten Segmente liegenden Theiles fast vollständig vom Entoblast abgeschnürt und liegt als eine im Querschnitte durchweg solide Zellrosette von 36 μ Dicke dem unter ihr wieder geschlossenen Entoblast auf. In der Mitte ihres Verlaufes findet, wie starke Vergrösserungen beweisen, die Abscheidung einer feinen Cuticula statt (Fig. 11, Taf. IV). Etwa in der Mitte des segmentirten Embryonalgebietes nimmt der Chordaquerschnitt in kurzer Ausdehnung die Form eines mit seiner Basis dorsal, mit seiner Spitze ventral gerichteten Keiles an; als Beweis für die eben vollzogene Abschnürung kommt der Spitze eine dorsale Entoblastausbuchtung entgegen (Figg. 12 u. 13, Taf. IV). Unter der Chorda hat sich der Entoblast in Folge der Abschnürung wieder geschlossen und bleibt es auch noch ein Stück weit in der ganzen Strecke, in welcher der Chordaquerschnitt die Gestalt des Keiles oder Ovales besitzt. Weiter cranial dagegen wird die ventrale Chordagrenze verwischter und wir gelangen in ein Gebiet, in welchem die Chorda als ein noch rinnenförmiges, in Abschnürung begriffenes Schaltstück von 28 μ Höhe und 28 μ Breite dem unter ihr noch offenen Entoblast aufliegt (Figg. 14 und 15, Taf. IV. In diesem Gebiete aber ist der Entoblast nicht continuirlich cranialwärts eröffnet, sondern zeigt unter der Chorda mehrfache Brücken (Figg. 15 und 16, Taf. IV), zum Belege dafür, dass der Abschnürungsprocess vom Entoblast und dessen Schluss an mehreren Stellen gleichzeitig einsetzt. Man muss freilich auch daran denken, dass vielleicht die ventrale Eröffnung des Kopffortsatzcanales in diesem Embryo eine verzögerte, unvollständige und discontinuirliche gewesen sein könnte, dies ist aber unwahrscheinlich, weil die betreffenden Bilder eine viel grössere Aehnlichkeit mit den Verhältnissen in späteren Serien zeigen, in denen es sich zweifellos um die noch unvollkommene Abschnürung der stark verjüngten Chorda von dem Entoblast, dem vorher an dieser Stelle der Kopffortsatz als Platte eingeschaltet war, handelt. Von Schnitt 49 (Fig. 17, Taf. IV) ab, in dem die Chorda ebenfalls als Reminiscenz an ihre Abschnürung noch eine Lichtung zeigt, findet man die Chordaanlage in dem betreffenden vor den Ursegmenten gelegenen Gebiete in allen drei Serien noch in Rinnen oder Plattenform, also in einem noch weniger vorgeschrittenen Zustand, als in XXIII b. In XXV reducirt sie sich nach

Digitized by Google

vorne nur auf 4 bis 5 Zellen, um im 18. hinter den Kopfrand fallenden Schnitt ihr Ende zu erreichen. Das vor diesem Schnitte gelegene Stück giebt wegen der jetzt auftretenden Scheitelkrümmung nur unvollständige Aufschlüsse über das Verhalten des cranialen Endes der Chordaanlage. Es scheint sich dasselbe unter steter Abschnürung vom Darme noch cranialwärts zu verlängern. Seine mit dem Entoblast ohne irgend eine Grenze zusammenhängenden Zellen färben sich ebenso dunkel wie die Darmepithelien und enthalten reichliche Mitosen.

In der Serie XXVI a ist die Chorda, mit Ausnahme eines im Gebiete über der Pleuropericardialhöhle gelegenen noch rinnenförmigen Stückes, durchweg stielrund, die Cuticula ist sehr deutlich, die Chordazellen sind cylindrisch, hell. Die Chorda ist nun vor dem segmentirten Theil bis zu ihrem Cranialende durchweg von dem unter ihr geschlossenen Entoblast abgeschnürt, nur ihr vorderstes Ende hängt noch mit dem Entoblast als kurze Rinne zusammen. In der Axe des kurzen vor dieser gelegenen cylindrischen Stückes ist auf einer kleinen Strecke eine Lichtung zu verfolgen.

Das längsgeschnittene Caudalende von XXVI b ist in Fig. 11, Taf. III abgebildet. Der Endwulst ist 360 μ lang, die ganze Gastrulaleiste inclusive Endwulst etwa 420 μ lang. Es treten schon in dieser und noch mehr in den folgenden Serien sehr eigenthümliche Veränderungen des Chordaquerschnittes in den verschiedenen Embryonalgebieten auf, insofern sich die im Gebiete der Segmente im Querschnitt stielrunde Chorda sich sehr bald dorsal abflacht und dadurch mehr keilförmig wird (Fig. 19, Taf. IV), um weiter cranial ein senkrecht gestelltes Oval und dann eine Zellrosette zu bilden, die allmählich wieder in die meist sehr kurze Rinne übergeht, durch welche die Chorda vorne mit dem Entoblast zusammenhängt. Mit Ausnahme dieser Stelle ist die Chorda nicht allein vollständig von dem unter ihr geschlossenen Entoblast abgeschnürt, sondern sie wird jetzt auch durch die beiden zuerst etwa im Gebiete des 8. Ursegmentpaares zusammenrückenden und verschmelzenden Primitivaorten vom Entoblast endgültig abgehoben und der Unterfläche des Medullarrohres angepresst, um später von dem axialen Mesenchym umwachsen zu werden. Die Trennung der Chorda vom Entoblast greift in cranialer und caudaler Richtung parallel der Confluenz der Primitivaorten weiter (Figg. 11, 12, 13, 14, Taf. V vom Embryo XXVIII).

Die stete Bildung von Chorda aus der Gastrulaleiste verbraucht die letztere bald bis auf den Endwulst, der nur durch das aus ihm hervorsprossende Schwänzchen eine vorübergehende Längenzunahme erleidet, ehe er, nachdem aus ihm Chorda, Medullarfurche und Segmente gebildet worden sind, völlig verschwindet.

Digitized by Google

In den Serien XXVII, XXVIII, XXIX, XXX, XXXI ist der Endwulst im Mittel etwa 230 μ lang, 180 μ hoch und 330 μ breit (siehe die Figg. 8 und 9, Taf. III von XXVIII).

In allen angeführten Serien findet man in dem vom Entoblast abgeschnürten Stücke der Chorda, mag es nun aus dem dem Entoblast eingelagerten und zur Platte aufgebogenen Kopffortsatz oder dem Chordaentoblast hervorgegangen sein, noch auf kurze Strecken von der Darmhöhle abgeschnürte Lichtungen. In allen Serien ist, mit Ausnahme des Kopfstückes der Chorda, der über der Herzgegend gelegene Theil derjenige, welcher sich am spätesten vollkommen abschnürt und in allen Serien zeigt die Chorda in den verschiedenen Gebieten ihres Verlaufes sehr wechselnde Querschnittsbilder, insofern der in der caudalen Embryonalhälfte rundliche oder querovale und dann stielrunde Chordaquerschnitt, in der cranialen Embryonalhälfte bald die Form eines senkrecht gestellten Ovales, bald eines Keiles mit ventraler Spitze oder wieder die eines senkrecht gestellten Ovales mit etwas abgeflachtem, ventralen stumpfen Ende zeigt. Diese Verhältnisse sind schon v. Kölliker (56) beim Kaninchen aufgefallen und er fasst sie als möglicherweise zwischen der Bandform und Cylinderform der Chorda auftretende Uebergangsformen auf, schliesst aber nicht aus, dass sie Kunstproducte in Folge der Ueberosmiumsäurebehandlung sein könnten. Die Thatsache, dass dieselben Bilder auch mit anderen Fixationsmitteln (Salpetersäure, Picrinschwefelsäure) gehärteten Embryonen zu finden sind, scheint mir dafür zu sprechen, dass es sich hier um Formveränderungen in Folge von Druck- und Zugwirkungen auf die Chorda handelt, zum Theil hervorgerufen durch die nun eintretende Zusammenbiegung und Spiraldrehung des Embryo, die dehnend auf die dünne Chorda wirken muss, zum Theil durch Druck von Seite der Nachbarorgane, wie der primitiven Aorten, der Segmente und des Medullarrohres. Jedenfalls steht so viel fest, dass die Chordazellen trotz ihrer Umscheidung mit einer freilich ausserordentlich feinen Cuticula sehr weich und wenig resistent sind. Wie man sich leicht durch ihren Erhaltungszustand an minder gelungenen Serien überzeugen kann, werden sie durch irgend welche Schädigungen leicht in ihrer Form beeinflusst. Dass aber die in diesem Stadium auffallende Reduction des Chordaquerschnittes auf nur 5 bis 8 Zellen durch Längsdehnung nicht den Anforderungen des Längenwachsthums des Embryo zu genügen im Stande ist, wird erhärtet durch die gleichheitlich in den Serien XXIX bis XXXII in überraschender Menge und fast in jedem Querschnitte in der Chorda vorfindlichen Mitosen. Man findet jetzt nicht nur im Gebiete des Endwulstes und des vorderen Chordaendes, sondern auch in dem den segmentirten Embryonaltheil durchziehenden Chordastück oft vier bis fünf Mitosen in einem Querschnitte, während in den früheren Serien das weitaus grösste

Digitized by Google

Stück der Chordaanlage, mit Ausnahme des Endwulstes und des Chordaentoblasts, nur ganz vereinzelte Mitosen oft in einer grossen Anzahl von Schnitten zu finden sind.

Von Serie XXIX ab ist die Abschnürung der Chorda vom Entoblast mit Ausnahme ihres vorderen Endes eine totale und continuirliche.

Was das craniale Chordaende anlangt, so stimmen meine Befunde am Schafe mit den Angaben von v. Mihalcovics (57), v. Kölliker (28) und Paulisch (58) überein, nach welchen dieselbe bei eintretender Scheitelkrümmung das blinde Ende des Vorderdarmes umkreisend, am Ectoderm der Schädelbasis dicht vor, d. h. nasal von der noch uneröffneten Rachenhaut über der primitiven Mundhöhle unter der Vorderhirnblase endet.

Bei Embryo XXX ist dieses vorderste Chordaende solid und drehrund. Erst auf dem 31. Schnitte (vom Chordaende ab gezählt) bis zum 34. ist die Chorda noch halbrinnenförmig und die Lichtung der Rinne communicirt hier mit dem blind endigenden Vorderdarm. Hinter diesen Schnitten wird die Chorda wieder stielrund und liegt abgeschnürt dem unter ihr durchweg geschlossenen Entoblast auf.

Das vordere Chordaende muss also nach vollzogener Abschnürung vom Entoblast strangförmig über die Basis der Rachenhaut hinaus in dem Schädel nach vorwärts wachsen, bis es am Ectoderm anstösst. Gleichzeitig kann sich ein Stadium finden, in dem noch ein kurzer, rinnenförmiger Theil der Chorda mit der Darmlichtung communicirt.

Der Entwickelung des vorderen Chordaendes nach folgen — in Serie XXXI ist das Kopfende unbrauchbar — XXXIII b und XXXIII.

Fig. 19, Taf. V, giebt im Medianschnitt von XXXIII b bei starker Vergrösserung das Verhalten des cranialen Chordaendes. Die Hypophysentasche legt sich eben an; die primitive Rachenhaut ist in Lösung begriffen. Ein Zellpropf liegt zwischen dem nachträglichen freien Rande des primitiven Gaumensegels und der ventralen Vorderdarmwand. Die Kerne seiner in Auflösung begriffenen Zellen färben sich stark, sind aber destruirt. Mit den Epithelzellen des Vorderdarmes hängen feinfädige Gerinnsel, Secretfäden, zusammen. In der Mitte zwischen dem Grunde der Hypophysentasche und dem freien Rande des Rachensegels stösst das craniale Ende der allseitig vom Bindegewebe umschlossenen Chorda ohne jede Abgrenzung an das Epithel der Mundhöhle, das an dieser Stelle eine kleine Einziehung zeigt. Der Verlauf der Chorda ist nicht mehr ein gerader, sondern leicht geschlängelt. Zwei starke dorsale Auftreibungen fallen besonders auf. Die feine Cuticula ist etwas von den Chordazellen abgehoben und verliert sich mundhöhlenwärts. Unter der ersten grösseren Auftreibung besitzt die Chorda noch ein reguläres, ziemlich dichtes Gefüge, dann aber werden in ihr, je weiter nasalwärts, um so mehr, Anzeichen der Degeneration bemerklich. Ihre Zellen sind vielfach

Digitized by Google

gequollen, die Verbindung derselben ist gelockert, die Kerne sind theils blass und verwaschen, theils unregelmässig contourirt, zwischen ihnen findet man intensiv gefärbte Chromatintröpfchen.

Ein ähnliches, an gewisse zuerst von v. Kölliker (59) beschriebene Verhältnisse erinnerndes Bild zeigt auch der Medianschnitt von XXXIII (Figg. 17 und 18, Taf. V). Das die Chorda umhüllende Bindegewebe ist etwas dichter und kernreicher. Die von einer feinen Cuticula umhüllte, 20 μ dicke Chorda theilt sich in zwei Schenkel, deren hinterer, in der Verlängerung ihrer Axe gelegener, der hinteren Auftreibung von XXXIII b in Fig. 19 entspricht und als abgerundeter Spross im mittleren Schädelbalken endet. Der vordere Schenkel biegt in der Höhe des hinteren Schenkelendes ventral um und verläuft dann schwach geschlängelt in den noch keilförmigen, aber im Verstreichen begriffenen Rest der Anheftungsstelle der Rachenhaut aus, in deren Epithelüberzug er zugespitzt und ohne jede scharfe Grenze endet. Die Degenerationserscheinungen sind in diesem Praeparate geringere als in Fig. 19.

Der Medianschnitt von Serie XXXIIa (Figg. 15 und 16, Taf. V) müsste, was die Vorgänge an der Rachenhaut anlangt, zweifellos hinter XXXIII b folgen. Der dort noch mit der oben im Durchbruch begriffenen Rachenhaut in Zusammenhang stehende Zellpfropf liegt jetzt durch feinfädige Gerinnsel noch mit dem Rest der Rachenhaut verklebt im Vorderdarm und wird, wie seine stark verkleinerten Kerne und total verwischten Zellgrenzen beweisen, aufgelöst. Primitive Mundhöhle und Vorderdarm setzen sich demnach nicht durch einfaches „Einreissen“ der Rachenhaut in Communication, sondern die Continuitätstrennung erfolgt beim Schafe unter Abstossung eines ganzen Gewebsklumpens.

Der Bildung der Hypophysentasche und dem Verhalten der Chorda nach müsste der Schnitt vor den beiden vorhergehenden abgehandelt werden. Das Gefüge der durchweg vom Entoblast getrennten, demselben aber noch eng anliegenden Chorda ist durchweg ein dichtes, ihre Zellen zeigen noch keine Spur von Degeneration. Die in den Figg. 18 und 19, Taf. V auffallenden Auftreibungen sind nur angedeutet. Das vordere Ende der Chorda endet aber in dem primitiven Gaumensegel, dem Reste der Rachenhaut selbst in der Weise, dass die Chordazellen von den Ectodermzellen der Mundhöhle eben so wenig abgrenzbar sind, wie von den Ectodermzellen des Vorderdarmes an der hinteren Fläche des primitiven Gaumensegels.

Diese Art der Chordaendigung würde also mit den Abbildungen von v. Kölliker, Paulisch, Carius u. A. stimmen, stünde aber im Gegensatz zu den Abbildungen Selenka's vom Opossum (48). Denn auf den Figg. 1a und b, sowie auf den schematischen Figuren A—F, Taf. XXX der betreffenden Arbeit, wird das craniale Ende durchweg als mit dem Epithel

Digitized by Google

des Vorderdarmes **hinter** der Rachenhaut zusammenhängend abgebildet. Da ich das Chordaende in allen mir vorliegenden Praeparaten solid und, mit Ausnahme der abgegliederten, in der Medianebene liegenden Verdickungen ohne beträchtliche Seitensprossen finde, da ferner der Ort ihrer Endigung, mit Ausnahme von XXXII nicht mit den Angaben Selenka's stimmt, wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die abgebildeten Verhältnisse als eine Art rudimentärer Gaumentasche, wie sie in guter Ausbildung von Selenka beim Opossum entdeckt wurde, gedeutet werden dürfen, und lasse einstweilen auch die Factoren, welche, wie die zunehmende Hirnbeuge und die Einstülpung der Hypophysentasche, möglicherweise zu nachträglichen Verschiebungen des Chordaendes führen können, ausser Acht; um so mehr, als wir nach einer mir nach Abschluss dieser Zeilen zugegangenen Mittheilung Selenka's (60) baldige weitere Aufschlüsse über die fraglichen Punkte erwarten dürfen. Anfügen möchte ich nur noch, dass ich die am vorderen Chordaende auffallenden Wucherungen im Hinblick auf die bald eintretenden Veränderungen in dem Chordagewebe, wie Selenka, als degenerative Wucherungen auffasse, die, wie aus Praeparaten älterer Embryonen erhellt, sehr rasch zur Zerstörung eines beträchtlichen Chordastückes (absteigender Schenkel der Chorda, Selenka) führen.

Die Anlage des Afters.

In dem Embryo XX, mit zwei Segmenten, verbindet in der Querschnittserie, wie schon gelegentlich der Schilderung der Allantoisbildung kurz berührt wurde, ein dicht nasalwärts vor der caudalen Amnioswurzel im Ende der Gastrulaleiste gelegener, 30 μ dicker, solider, zweischichtiger Epithelstrang den Boden des seichten Gastrularinnenendes mit dem einschichtigen Darmentoblast (Fig. 11, Taf. II). Ich habe mich leider vergeblich bemüht, Entwickelungsstadien, welche über die Entstehung dieses Stranges Aufschluss geben, zu erhalten. Alle zu einer erneuten Untersuchung dieser Verhältnisse erhaltenen Embryonen waren entweder zu jung oder zu alt. So viel aber darf behauptet werden, dass die Existenz des Stranges in der oben geschilderten Weise eine sehr kurze ist, denn vor dem Auftreten der Segmente fand ich keine Spur derselben und an dem einzigen Embryo mit zwei Ursegmenten, den ich nachträglich noch erhielt, und den ich als XXa bezeichnet habe, zeigten sich schon Umbildungen, die eine Trennung der erwähnten Epithelverbindung in transversaler Richtung einleiten.

Der 12. in caudocranialer Richtung durch diesen Embryo gelegte und nasalwärts vor die caudale Amnioswurzel fallende Transversalschnitt zeigt eine leichte Einbuchtung der äusseren Keimschicht in der Mitte des Schnittes: das Caudalende der Gastrularinne. Der 13., 14. und 15. Schnitt

Digitized by Google

fallen durch den Epithelstrang. In Schnitt 13 (Fig. 25, Taf. II) ist die im vorhergehenden Schnitte endende Gastrularinne verstrichen; ihr geschichteter Epithelboden bildet einen in der Axe des Embryo gegen den Darmentoblast zu vorspringenden, aber deutlich von demselben abgrenzbaren Knopf mit glatter Convexität, dem der Darmentoblast einen zungenförmigen Fortsatz entgegenschickt, dessen fadenförmige, gegen den Knopf gerichtete Zellenausläufer noch theilweise, wie starke Vergrösserung zeigt, mit dem Kopfe zusammen hängen. Der Mesoblast ist rechts und links durch seinen Mesenchymcharakter wie in Fig. 11 von dem Strange, so hier von dem Knopfe und von der Entoblastzunge gut abgrenzbar. In Schnitt 14 ist die Gastrularinne als seichte Einbuchtung wieder deutlicher. Mesenchym ist rechts und links mit dem in Gestalt eines Keiles ventral vorspringenden Epithelboden derselben durch ein Paar Zellen verbunden. Die Darmentoblastzunge verhält sich wie in Schnitt 13. In Schnitt 15 (Fig. 26, Taf. II) wird der Zusammenhang des Mesenchyms mit dem Epithelkeil und der Darmentoblastzunge inniger. Die beiden letzteren hängen durch eine Zellbrücke zusammen, deren Cylinderepithelcharakter nicht mehr so scharf ausgeprägt ist, wie in den vorigen Schnitten. Eine von rechts her einspringende feine, diese Verbindung der Quere nach durchsetzende Spalte fehlt in den folgenden Schnitten, in denen das bekannte Bild der quergeschnittenen Gastrularinne und der Gastrulaleiste auftritt. Die Lage der Schnitte 13—15 am caudalen Gastrularinnenende, genau an der Stelle, wo auch bei Embryo XX der Epithelstrang zu finden ist, ist zweifellos. Die Dicke des knopfförmig vorspringenden Epithelbodens der Gastrularinne ist dieselbe, wie dort die des Stranges. Es kann sich also nur um verschiedene Entwickelungsstadien eines und desselben Gebildes handeln. Der Einwand eines Artefactes ist einmal durch den guten Erhaltungszustand der Schnitte, dann aber vor Allem durch die in Folge der geschilderten Veränderungen auftretenden weiteren Umbildungen dieser Stelle zurückzuweisen.

Der auch in diesem Embryo noch im verseichtenden Caudalende der Gastrularinne gelegene Strang ist in einer Continuitätstrennung der Quere nach begriffen, die weitere Umbildungen desselben einleitet, welche dazu führen, dass aus ihm eine zunächst noch in ihrer Grösse ziemlich constant bleibende, dann aber etwas in sagittaler, mehr noch in transversaler Richtung zunehmende Platte wird, in deren Bereich sich die aus alternirend gestellten Cylinderzellen aufgebaute, ursprünglich den Boden der Gastrularinne bildende Epithelschicht und der ebenso oder doppelt geschichtete Darmentoblast berühren. Dicht hinter dieser, nur aus den Epithelblättern gebildeten Membran schlägt sich der durch den caudalen Cölombogen in viscerales und parietales Blatt geschiedene Mesoblast dorsal auf das Amnion, ventral auf die Allantois über. Die Epithelmembran liegt also jetzt, wie

Digitized by Google

aus der Fig. 22, Taf. II ersichtlich, hinter der Gastrulaleiste und, wie gleich gezeigt werden soll, auch hinter der Gastrularinne.

Bei Kaninchenembryonen von drei bis vier Ursegmenten hat zuerst v. Kölliker (49) einen hinter der Gastrulaleiste gelegenen Epithelstrang beschrieben, der beide Grenzblätter verbindet. Ueber und unter demselben war entweder nur eine seichte Einbuchtung der Ectoblast- und Darmentoblastfläche oder sogar in seiner Axe die Andeutung eines Canales deutlich

Strahl (50) hat die Beziehung dieses v. Kölliker'schen Epithelstranges zur Bildung der von v. Mihalcovics (61) in späteren Stadien beschriebenen „Aftermembran" und der durch ihren Durchbruch entstehenden After- resp. Cloakenöffnung ebenfalls für das Kaninchen und den Hund dargethan, durch Zeichnungen illustrirt und den wichtigen Nachweis erbracht, dass die erste in Gestalt der erwähnten Epithelverbindung platzgreifende Anlage der Cloake ursprünglich an der Dorsalseite des Embryo auf der Gastrulaleiste gelegen ist.

Wie man sieht, bin ich in der erfreulichen Lage, die Strahl'schen Angaben durch meine Befunde am Schafe bestätigen zu können. Wir differiren nur in dem einen, wie mir scheint, unwesentlichen Punkte, dass Strahl in Sagittalschnitten noch hinter der Aftermembran ein Stück Gastrulaleiste oder Primitivstreifen findet, das beim Schafe nicht vorhanden ist und das auch v. Kölliker beim Kaninchen nicht vorfand. Strahl hat bemerkt, dass der ursprünglich im Caudalende der Gastrularinne gelegene Epithelstrang, resp. die spätere Aftermembran von der Gastrularinne abgetrennt und allmählich ventral verlagert wird. Ehe ich auf diese Vorgänge eintrete, bitte ich die Schnitte Figg. 18 und 19, Taf. II, durch das Caudalende von Embryo XXII zu betrachten. Hier berühren sich dicht vor der caudalen Amnioswurzel in sechs Schnitten der keilförmig verdickte Ectoblast und der aus alternirend gestellten oder einschichtigen Zellen bestehende Entoblast in einer Ausdehnung von 90 μ im sagittalen und 160 μ in maximo im transversalen Durchmesser unter gänzlicher Verdrängung des Mesoblasts. Eine feine Spalte oder ein scharfer Contour grenzt beide Epithelblätter von einander ab. In Fig. 19 findet sich die in Figg. 25 und 26 derselben Tafel spitzwinkelige Entoblastausbuchtung noch angedeutet. Es ist also die hier schon als Aftermembran zu bezeichnende Bildung aus dem in den Serien XX und XX a geschilderten Afterstrang dadurch hervorgegangen, dass der letztere der Quere nach durch Dehiscenz seiner Zellen gelöst und die beiden gelösten Theile plattenartig an einander gelagert worden sind. Von Bedeutung ist ferner, dass die Aftermembran in Serie XXII nicht mehr im Ende der Gastrularinne gelagert ist; diese verstreicht nämlich drei Schnitte vor der Aftermembran vollständig. Schon jetzt kann die Aftermembran wie früher der Afterstrang als Grenzmarke

Digitized by Google

zwischen dem vor ihr gelegenen Darm und der hinter ihr gelegenen Allantois betrachtet werden.

Am deutlichsten wird die Lage der Aftermembran und ihr Verhältniss zur Gastrulaleiste auf Sagittalschnitten. Fig. 22, Taf. II, und Fig. 7, Taf. III, geben den Medianschnitt durch das Caudalende von Embryo XXI. Hinter der caudalwärts sich abflachenden Gastrulaleiste liegt die 98 μ lange und 135 μ breite Aftermembran. Dicht hinter derselben trennt der seichte caudale Cölombogen parietalen und visceralen Mesoblast. Hinter der Aftermembran liegt keine Gastrulaleiste mehr. Ectoblast und Entoblast der Aftermembran sind doppelt geschichtet.

In den wesentlichen Punkten gleiche Resultate giebt die Sagittalserie durch XXIII b. Die 138 μ breite und 100 μ lange Aftermembran liegt jetzt 18 Schnitte, also 270 μ hinter dem caudalen Ende der sehr seichten Gastrularinne.

Bei dem Embryo XXIV ist mit der auffallend kleinen, 90 μ langen und nur 88 μ breiten Aftermembran ein 90 μ langes Stück Gastrularinne caudalwärts nach hinten gerückt und durch zwei Schnitte von dem vor ihr gelegenen, schon in Medullarrinne umgewandelten Gastrularinnentheil getrennt.

In XXIV b misst die Aftermembran 105 μ in der Länge und 100 μ in der Breite (s. Fig. 2, Taf. III). Am cranialen Ende der im Uebrigen planen Aftermembran fällt (Fig. 3, Taf. III) noch eine seichte Kerbe im Ectoblast auf, der mit dem Entoblast unter guter Abgrenzung von dem rechts und links gelegenen Mesenchym zusammenzuhängen scheint. Ein klarer Einblick ist wegen der massenhaften, in den beiden Epithelblättern vorhandenen Chromatintropfen an dieser Stelle nicht zu gewinnen. Diese Kerbe, also ebenfalls ein von der Aftermembran nach hinten mitgenommenes Stück der Gastrularinne, ist 30 μ lang und verliert sich cranialwärts auf dem nun zum Endwulst umgebildeten Ende der Gastrulaleiste (Fig. 4, Taf. III), dessen Ectoblast in Gestalt einer dorsal convex vorgewölbten Medullarplatte sich seitlich scharf absetzend, gegen den einschichtigen Ectoblast abgliedert.

In den folgenden Serien ist die ganze Gastrularinne in Medullarfurche umgewandelt worden und verschwunden. Hinter ihr bildet sich auf dem an Grösse zunehmenden Endwulst die Medullarplatte. Die Aftermembran wächst jetzt mehr in die Breite als in die Länge (bei XXVI lang 100 μ, breit 205 μ; bei XXVII lang 105 μ, breit 200 μ) und wird, wie die Sagittalschnitte durch die Embryonen XXVI, XXIX und XXXII b (Figg. 11, 12 und 13, Taf. III) zeigen durch den in dosoventraler und sagittaler Richtung zunehmenden Endwulst zuerst caudalwärts und dann allmählich immer mehr ventral in die definitive Afterregion verlagert und schliesslich von dem aus dem Endwulst hervorgehenden Schwänzchen überwachsen.

Digitized by Google

In XXVIII ist die 120 μ lange und 130 μ breite Aftermembran nicht mehr plan, sondern (Fig. 10, Taf. III) dorsalconvex vorgewölbt und zwar sowohl um die Sagittal- als Transversalaxe. Aufgebogen würde ihr Breitendurchmesser so ziemlich mit dem von XXVII stimmen, der Sagittaldurchmesser aber den von XXVII übertreffen.

In den noch übrigen Schnittserien ist die Länge und Breite der Aftermembran wegen der Torsion des Caudalendes nicht mehr mit Sicherheit zu bestimmen.

An etwas älteren Embryonen von 24 Tagen fand ich den Durchbruch der Aftermembran sich in der von v. Kölliker und Strahl geschilderten Weise anbahnen und vermisse, wie diese beiden Autoren, beim Schafe (und auch bei der Katze) eine von aussen her einspringende Einbuchtung. Die Aftermembran besteht auch um diese Zeit nur aus den beiden jetzt in ihren gegenseitigen Grenzen allerdings verwischten Epithelblättern. Niemals fand ich zwischen denselben Mesoblast, wie dies v. Mihalcovics in Fig. 52, Taf. IV seiner Arbeit über die Entwickelung des Harn-Geschlechtsapparates der Amnioten abbildet.

Ich hielt ursprünglich den von v. Kölliker, Strahl und mir im caudalen Ende der Gastrularinne aufgefundenen Epithelstrang resp. rudimentären Canal für nichts anderes, als den in caudaler Richtung verschobenen dorsalen Eingang in den Kopffortsatzcanal. Dies war aber eine irrige Meinung, denn beide Canalbildungen treten fast gleichzeitig auf und die Art und Weise, wie der Kopffortsatzblastoporus nach kurzem Bestehen wieder schwindet, habe ich schon gelegentlich meiner Schilderung der Chordabildung besprochen. Dass man auch den Afterstrang als eine rudimentäre Canalbildung aufzufassen hat, ergiebt sich daraus, dass derselbe in den von v. Kölliker beobachteten Fällen mit deutlichen Spuren einer seine Axe durchsetzenden Lichtung auftrat, was v. Kölliker veranlasste, diesen theilweise canalisirten Epithelstrang als rudimentären, neurenterischen Canal zu deuten.

Diese Auffassung wurde aber im Hinblick auf den im cranialen Gastrularinnenende auftretenden Kopffortsatzcanal, in welch' letzterem v. Kölliker einen rudimentären neurenterischen Canal sieht, wieder aufgegeben. v. Kölliker liess somit den Werth des im hinteren Gastrularinnenende befindlichen Canalrudimentes offen und forderte zu dessen weiterer Untersuchung auf, die denn auch bald von Strahl vorgenommen und bei welcher die Beziehung des Epithelstranges resp. Canalrudimentes zur Afterbildung aufgedeckt wurde, wie ich sie im Vorstehenden bestätigen und ergänzen konnte. Strahl hat aber kein Gewicht auf die in dem Epithelstrang von v. Kölliker gesehenen Canalrudimente gelegt, wie er denn auch nach seinen eigenen Angaben und Abbildungen die fragliche Bildung nur an etwas älteren Embryonen, als die v. Kölliker und meine waren, zu unter-

Digitized by Google

suchen Gelegenheit hatte. Inzwischen sind meine Angaben über den Aftercanal auch von Giacomini (53) in allem Wesentlichen bestätigt worden. Gerade das Verhandensein von Lichtungen in dem Epithelstrang halte ich für ausserordentlich wichtig, weil es uns zeigt, dass man denselben als einen weiteren, zweiten rudimentären Blastoporus im Caudalende der Gastrulaleiste auffassen darf, der im Gegensatz zu dem Kopffortsatzblastoporus als Afterblastoporus resp. Aftercanal zu bezeichnen wäre.

Kupffer hat den bei Reptilien und dem Meerschweinchen von ihm im hinteren Leibesende gefundenen Canal in Beziehung zur Allantoisbildung gebracht. Der Afterstrang oder Aftercanal kann aber nach meinen Erfahrungen mit der Allantoisbildung nichts zu thun haben, denn die Allantois ist schon vorhanden, ehe das Caudalrudiment auftritt und letzteres findet sich nur in dem der späteren Cloake entsprechenden Gebiete, in das Hinterdarm und Allantoisstiel gemeinsam münden, führt aber nicht ausschliesslich in die Allantois selbst.

Meiner Auffassung nach wären beide Canalrudimente mit ihren Oeffnungen, der Kopffortsatzcanal und der Aftercanal gleichwerthig dem einzigen auf der kurzen Gastrulaleiste oder dem Knoten der Reptilien ausmündenden Canalis neurentericus, der bei Säugern (und Vögeln?) durch die im Vergleiche zu den Reptilien excessive Längenentwickelung der Gastrulaleiste durch Disseption in zwei Canalrudimente zerfällt worden ist.

Mit der Ausbildung des Endwulstes an der Gastrulaleiste wird die aus dem Afterstrang hervorgegangene Aftermembran von der Gastrularinne abgetrennt und zuerst caudal, dann ventral verschoben. Dieses Canalrudiment steht also mit dem sich später aus dem Ectoblast des Endwulstes bildenden Theil des Medullarrohres niemals in irgend welcher Beziehung, bleibt vielmehr vom Medullarrohr ungedeckt und wird direct zuerst in die Cloake und dann in den bleibenden After umgewandelt.

In wie weit diese Vorgänge der Afterbildung bei den Säugethieren sich im Detail mit den Resultaten der uns einstweilen vorliegenden Untersuchungen über die Afterbildung bei Petromyzon, anuren und urodelen Amphibien (62) vergleichen lassen, vermag ich zur Stunde nicht zu bestimmen und behalte mir hierüber, sowie über die Art der Bildung des bei den Säugethieren zuerst von v. Kölliker nachgewiesenen Schwanzdarmes, der auch beim Schafembryo erst kürzlich von M. Braun (63) gefunden wurde, und von mir für das betreffende Entwickelungsstadium bestätigt werden kann, weitere Angaben vor.

München, im Juli 1888.

(Wird fortgesetzt.)

Digitized by Google

Litteratur.

1. R. Bonnet, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer u. s. w. *Dies Archiv.* 1884. S. 170.

2. *Ebenda.* S. 190.

3. Th. L. W. Bischoff, *Entwickelungsgeschichte des Reheies.* Giessen 1854. Taf. IV, Fig. 26.

4. M. Coste, *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés.*

5. A. Froriep, Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus u. s. w. *Dies Archiv.* 1885. S. 1.

6. M. Coste, *Embryogénie comparée.* S. 246.

7. Bischoff, *Entwickelungsgeschichte des Reheies.* Figg. 13 und 14, Faf. II und zugehöriger Text.

8. R. Bonnet, Die Eihäute der Wiederkäuer. *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München.* 1886.

9. E. Selenka, *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Thiere.* Opossum. Hft. 2. S. 135.

10. Coste, *Embryogénie comparée.* Erklärung zu Taf. VII.

11. Bischoff, *Rehei.* S. 17.

12. M. Dastre, Recherches sur l'Allantoide et le Chorion des quelques mammifères. *Annales des sciences naturelles.* 1876. Sixième série. Zoologie. T. III.

13. C. E. v. Baer, *Entwickelungsgeschichte der Thiere.* Bd. II. S. 185.

14. Coste, *Embryogénie comparée.* S. 426.

15. U. F. Hausmann, *Ueber Zeugung und Entwickelung des wahren thierischen Eies.* Hannover 1840. S. 96.

16. Bischoff, *Entwickelungsgeschichte des Reheies.* S. 25.

17. R. Bonnet, *Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht.* 1882.

18. Bischoff, *Entwickelung des Reheies.* S. 20, S. 30 und S. 35. Erklärung der Fig. 36, Taf. VI.

19. *Ebenda.* S. 16.

20. A. a. O. Taf. VI, Figg. 3 und 5.

21. Dastre, *Recherches etc.* S. 39.

22. Bischoff, *Entwickelungsgeschichte des Reheies.* S. 18.

23. Dastre, *Recherches etc.* S. 37.

24. Bischoff, *Entwickelungsgeschichte des Reheies.* S. 23.

25. C. Kupffer, Die Gastrulation der meroblastischen Eier. *Dies Archiv.* 1882. Taf. II, Fig. 17.

26. R. Bonnet, Ueber die Entwickelung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bedeutung des Primitivstreifs und der Primitivrinne bei den Embryonen der Säugethiere. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. Nr. 4 und 5. S. 105.

27. A. Fleischmann, *Amnion und Mittelblatt der Katze.* Habilitationsschrift. Erlangen 1887.

Digitized by Google

28. A. Kölliker, *Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* II. Aufl. S. 91.

29. E. Gasser, Beiträge zur Kenntniss der Vogelkeimscheibe. *Dies Archiv.* 1882. S. 364 und S. 393.

30. A. Kölliker, Die Keimblätter des Kaninchens. *Festschrift* u. s. w. 1882. S. 26. Zeile 22.

31. J. Kollmann, Der Mesoblast und die Entwickelung der Gewebe bei Wirbelthieren. *Biologisches Centralblatt.* Bd. III. Nr. 24.

Derselbe, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. *Dies Archiv.* 1884. S. 341.

Derselbe, Ein Nachwort. *Ebenda.* S. 461.

Siehe ferner:

32. A. Rauber, Die Entwickelung der Gewebe des Säugethierkörpers und die histologischen Systeme. *Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig.* 1883. S. 13 und

Derselbe, Ueber den Ursprung des Blutes und die Bindesubstanzen. *Ebenda.* 1877. S. 27—30.

33. A. Fleischmann, Zur Entwickelungsgeschichte der Raubthiere. *Biologisches Centralblatt.* Bd. VII. Nr. 1. S. 3.

34. V. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Dies Archiv.* 1876. S. 367. Siehe auch Taf. IX. Fig. 28 von einem etwas älteren Kaninchenembryo. Die Pleuropericardialhöhle ist fälschlich als Herz bezeichnet.

35. W. His, Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. *Dies Archiv.* 1881. S. 305.

36. A. Froriep, Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. II. Beobachtungen an Säugethierembryonen. *Dies Archiv.* 1886. S. 69.

37. O. und R. Hertwig, *Die Cölomtheorie.* Jena 1881.

38. O. Hertwig, *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere,* Jena 1883.

39. E. Gasser, Ueber die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XIV. S. 459.

40. a) W. His, Die Lehre vom Parablast. *Dies Archiv.* 1882.
Derselbe, Der Keimwall des Hühnereies. *Ebenda.* 1876.
Derselbe, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* 1868.
Derselbe, *Neue Untersuchungen.* 1877.
b) W. Waldeyer, Archiblast und Parablast. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XXII. S. 26.
c) S. L. Schenk, *Lehrbuch der vergleichenden Embryologie.* 1874. S. 73.
d) Siehe auch über von der Gefässanlage abhängige Bildung der Bindegewebssubstanzen W. Müller in der *Jenaischen Zeitschrift.* 1871. Bd. VI. S. 417.
e) Vergleiche Nr. 31 und 32.

41. *Dies Archiv.* 1886. S. 236.

42. *Ebenda.* 1884. S. 89.

43. A. v. Kölliker, Die embryonalen Keimblätter und Gewebe. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1884. S 192.

Digitized by Google

43. a) A. Götte, *Entwickelungsgeschichte der Unke.*

44. F. M. Balfour, *Handbuch der vergleichenden Embryologie.* Deutsch von Dr. B. Vetter. 1881. S. 199.

45. W. Heape, *Proceeding Royal Society.* 1881.

46. N. Lieberkühn, Ueber die Chorda der Säugethiere. *Dies Archiv.* 1882. S. 402 und *ebenda* 1884. S. 435.

47. R. Bonnet, Ueber die ectodermale Entstehung des Wolff'schen Ganges bei den Säugethieren. *Münchner medicinische Wochenschrift.* 1887. Nr. 30.

48. E. Selenka, *Studien über die Entwickelungsgeschichte der Thiere.* Hft. 4. Opossum. Taf. XX, Fig. β. γ, δ.

49. A. v. Kölliker, Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. *Sitzungsberichte der Würzburger physikalisch-medicinischsn Gesellschaft.* 1883. Ferner: im *Grundriss der Entwickelungsgeschichte.* 1884. 2. Aufl.

50. H. Strahl, Zur Bildung der Cloake beim Kaninchenembryo. *Dies Archiv.* 1886. S. 159.

51. Graf F. Spee, Ueber die Entwickelungsvorgänge vom Knoten aus in Säugethierkeimscheiben. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. Jahrg. III. Nr. 11 u. 12. S. 314. Vergl. auch die Angaben von Kölliker, Nr. 49 und Carius, Nr. 55.

52. W. Heape, The developpement of the mole. *Quarterly Journal.* July 1883 and 1886.

53. C. Giacomini, *Sul canale neurenterico e sul canale anale nelle vesicole blastodermiche di coniglio.* Torino 1888.

54. E. v. Beneden, *Tageblatt der 59. Naturforscher-Versammlung zu Berlin.* 1886. S. 274.

55. F. Carius, *Ueber die Entwickelung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen.* Marburg 1888.

56. A. v. Kölliker, *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* S. 281.

57. V. v. Mihalcovics, Wirbelsaite und Hirnanhang. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XI. Taf. VIII, Figg. 3 u. 4.

58. O. Paulisch, Das vordere Ende der Chorda dorsalis und der Franck'sche Nasenkamm. *Dies Archiv.* 1887. S. 196. Taf. XIII, Fig. 1.

59. A. Kölliker, Embryologische Mittheilungen. *Sonderabdruck aus der Festschrift der naturforschenden Gesellschaft zu Halle.* 1879. Fig. 2.

60. E. Selenka, Die Gaumentasche der Wirbelthiere. *Biologisches Centralblatt.* 1888. Bd. VII. Nr. 22.

61. V. v. Mihalcovics, Entwickelung des Harn-Geschlechtsapparates der Amnioten. *Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie.* Bd. II. Hft. 7. S. 310.

62. C. Kupffer, Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München.* Bd. III. Hft. 1. S. 1. Ferner:

63. F. Schanz, Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften.* Bd. XXI. N. F. XIV und Separatabdruck 1887.

64. M. Braun, Entwickelungsvorgänge am Schwanzende bei einigen Säugethieren mit Berücksichtigung des Verhaltens beim Menschen. *Dies Archiv.* 1882.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. I—VI.)

Buchstabenbezeichnungen.

A = Amnion.
A b = Arteria basilaris.
A Ch = amniogenes Chorion.
A F = Amniosfalte.
AFM = Aftermembran.
A H = Amnioshöhle.
Al Ch = Allantoischorion.
Al H = Allantoishöcker.
$Al H_1$ = Allantoishorn.
$Al H_2$ = Allantoishöhle.
All = Allantois.
Al W = Allantoiswulst.
A M = axiales Mesenchym.
Am S = Amniosnabelstrang.
Am W = Amnioswurzel.
An = Amniosnabel.
Bd = Bindegewebe.
Bda Ch = Bindegewebsschicht des amniogenen Chorions.
C = Cölom.
c CB = cranialer Cölombogen.
c_1 *CB* = caudaler Cölombogen.
Ch = Chorda.
Ch E = Chordaentoblast.
Ch H = Chordahöhle.
CO = Cotyledonen.
CP = cardiogene Platte.
D = Darm.
D A F = Darmallantoisfurche.
DE = Darmentoblast.
DE_1 = Dottersackentolast.
Di = Divertikel.
Do M = dorsales Mesenchym.
D M = Darmmesenchym.
DS = Dottersack.
E = Epithel.
ED = Enddarm.
Ed a Ch = Epithel d. amniogenen Chorions.
Ect = Ectoblast.
Ent = Entoblast.
Em = Embryo.
En = Endothelzellen.
E V = Epithelverdickungen d. Amnios.
E W = Endwulst.
G = Gefässe.
H = Hirnplatte.
H H = Hinterhirn.
Hy = Hypophysentasche.
Hz = Herz.
K = Knoten der Gastrulaleiste, Kopf- oder Hensen'scher Knoten.
KC = Keimblasencölom.
KF = Kopffortsatz.
KF C = Kopffortsatzcanal.
l CN = laterale Cölomnische.
L W = Leberwulst.
M_1 = parietaler } Mesoblast.
M_2 = visceraler } Mesoblast.
MB = Mundbucht.
MB_1 = Mesenchymbrücke.
Mes = Mesoblast.
MF = Medullarfurche.
MH = Mittelhirn.
MP = Muskelplatte.
Na = Nabelarterie.
NB = Nabelblase.

Digitized by Google

NBS = Nabelblasenstiel.
NV = Nabelvene.
NZ = Nabelstrangzotten.
PH = Peritonealhöhle.
PM = parietales Mesenchym.
PPH = Pleuropericardialhöhle.
PR = Primitivrinne = Gastrularinne.
PS = Primitivstreif = Gastrulaleiste.
PZ = Parietalzone.
RH = Rachenhaut.
S = Schild, Embryonalschild.
Sp = Spalte.
St Z = Stammzone.
Trf = Trennungsfurche.
U H = Ursegmenthöhle.
U N = Urniere.
UP = Ursegmentplatten.
US = Ursegment.
VH = Vorderhirn.
VHS = venöser Herzschenkel.
WG = Wolff'scher Gang.
Z = Epithelzotten des amniogenen Chorions.
Z_1 = Bindegewebszotten des amniogenen Chorions.

Taf. I.

Fig. 1. Embryo Nr. XX. 14 Tage 22½ Stunden alt; 3 mm lang. Salpetersäurehärtung. Vergr. 12/1. Amnion grösstentheils bis auf die Amnioswurzel abgetragen.

Fig. 2. Embryo XXI. 16 Tage und 6 Stunden alt 3½ mm lang. Salpetersäurehärtung. Vergr. 12/1. Amnion angerissen.

Fig. 3. Derselbe Embryo in Ventralansicht. Nabelblasenstiel umschnitten. Man sieht in den hinten in grösserer Ausdehnung schon geschlossenen, vorne noch von einer seichten Vorderdarmbucht begrenzten Mitteldarm.

Fig. 4. Kopfende des Embryo XXII. 16 Tage und 6 Stunden alt; 3 mm lang. Salpetersäurehärtung. Vergr. 24/1. Amnion uneröffnet.

Fig. 5. Embryo XXIII a. 16 Tage und 20 Stunden alt; ca. 5 mm lang. Salpetersäurehärtung. Vergr. 12/1. Amnion uneröffnet.

Fig. 6. Embryo XXIV a. von 15 Tagen und 7½ Stunden; 4½ mm lang. Salpetersäurehärtung. Vergr. 12/1.

Fig. 7. Embryo XXIV b. 16 Tage alt, incl. Allantois 4½ mm lang. Salpetersäurelösung. Vergr. 12/1.

Fig. 8. Derselbe Embryo von der Ventralseite mit abgetrennter Nabelblase.

Fig. 9. Vorderende von Embryo XXIV c. 16 Tage und 2 Stunden alt; 4 mm lang. Salpetersäurehärtung. Vergr. 12/1.

Fig. 10. Embryo XXV. 17 Tage und 6 Stunden alt; 5 mm lang. Salpetersäurehärtung. Vergr. 12/1. Halbe Dorsalansicht.

Fig. 11. Ventralansicht desselben Embryo.

Fig. 12. Embryo XXVI a. 16 Tage und 20 Stunden alt. Ohne Allantois 4½ mm lang. Salpetersäurehärtung. Vergr. 12/1.

Fig. 13. Embryo XXVIII. 16 Tage und 22 Stunden alt. 5 mm Scheitel—Endwulstlänge. Salpetersäurehärtung. Vergr. 12/1. Die Linie ←● entspricht dem Schnitt Fig. 8, Taf. III.

Fig. 14. Embryo XXX. 17 Tage und 22 Stunden alt. Salpetersäurehärtung. Vergr. 5/1. Amniogenes Chorion eröffnet. Die Epithelschicht desselben fehlt in der vor dem Embryo gelegenen Region. Hier sieht man nur die Bindegewebslage deutlich.

Fig. 15. Embryo XXXI. 17 Tage und 23 Stunden alt; 7 mm lang; Picrinschwefelsäurehärtung. Vergr. 5/1.

Digitized by Google

Fig. 16. Rechte Zwillingsfrucht XXXII a. 18 Tage und 6 Stunden alt; Vergr. 12/1.

Fig. 17. Linke Zwillingsfrucht XXXII b. 18 Tage und 6 Stunden alt. Beide in Picrinschwefelsäure gehärtet. Vergr. 5/1.

Fig. 18. Embryo XXXIII a. 20 Tage alt; Härtung in Picrinschwefelsäure. Vergr. ca. 5/1. Amnion bei *A* abgetragen, ebenso Allantois bei *All.* abgeschnitten.

Sämmtliche Embryonen mit Ausnahme von Fig. 13 aus dem amniogenen Chorion herausgenommen.

Sämmtliche Embryonen sind mit Ausnahme der Figg. 8 und 9 nach Härtung im auffallenden Lichte als undurchsichtige Gegenstände gezeichnet. Figg. 8 und 9 sind nach Färbung und Aufhellung im durchfallenden Lichte abgebildet worden.

Taf. II.

Fig. 1. Embryo XXII nach Schlitzung des amniogenen Chorions in Seitenansicht. Vergr. 10/1.

Fig. 2. Amniosnabelstrangverdickung von Embryo XXV. Vergr. 311/1. Innerhalb der bindegewebigen Scheide Epithelmassen mit zahlreichen Mitosen.

Fig. 3. Schnitt durch eine von der Bindegewebsschichte abgelöste Epithelzotte des amniogenen Chorions von Embryo XXVI a. Vergr. 210/1. Die vielfach in Theilung begriffenen Zellen mit den Uterinstäbchen (Eiweisscrystalloiden) und Fetttröpfchen infiltrirt. Chromosmiumsäurepraeparat. Haematoxylintinction.

Fig. 4. 21 Tage altes Schafei in natürlicher Grösse. (Dieses Ei war auffallend kurz.) Das Epithel des amniogenen Chorions ist nach Härtung in Kleinenberg'scher Picrinschwefelsäure durch Schütteln in Alkohol vollständig abgeschwemmt, die Bindegewebsschicht des amniogenen Chorions liegt nackt zu Tage und ist in der Mitte des Eies aufgerissen, um den vom Amnion dicht umhüllten Embryo zu zeigen. Derselbe liegt jetzt mit seiner Längsaxe quer zur Längsaxe des Eies. Die Allantois reicht links bis in die Eispitze, rechts endet sie noch in einiger Entfernung vor derselben bei AlH_1. Die Nabelblase ist auffallend stark reducirt und reicht als feiner Hohlfaden noch bis in die Eispitzen.

Fig. 5. Ei XXI mit Embryo und Divertikelbildung *Di* des amniogenen Chorions. Vergr. 1/1. *Em* = Embryo.

Fig. 6. Bindegewebszotten auf der Innenfläche des amniogenen Chorions aus der Nähe des Amniosnabels von XXXI. Vergr. 60/1.

Figg. 7—9. Drei Schnitte durch das Caudalende von Embryo XIX. Vergr. 90/1.

Fig. 7. Schnitt 94 vom Kopfe begonnen durch das Caudalende der Gastrularinne.

Fig. 8. Schnitt 98 „ „ „ „ „ „ „ „

Fig. 9. Schnitt 100 „ „ „ „ „ „ „ Gastrulaleiste.

Figg. 10—12. Querschnitt durch das Caudalende von Embryo XX. Vergr. 90/1.

Fig. 10. Schnitt 10 vom Schwanzende begonnen (fällt durch das Caudalende der Gastrulaleiste).

Fig. 11. Schnitt 11 vom Schwanzende begonnen (durch das Ende der Gastrularinne).

Fig. 12. Schnitt 22 vom Schwanzende begonnen.

Digitized by Google

Fig. 13. Seitenansicht des Caudalendes von Embryo XXII. Vergr. 24/1. Die Spitzen des Allantoiswulstes verwischen den Uebergang des caudalen Cölombogens $c_1 CB$ in die laterale Cölomnische $l\,CN$.

Fig. 14. Ventralansicht desselben Embryo. Vergr. 24/1, um dasselbe zu zeigen bei $Al\,H_1$.

Fig. 15. Caudalende des Embryo XXIII b. Ventralansicht. Vergr. 24/1. Weitere Entwickelung der Allantois, speciell ihrer Höhle $Al\,H_2$ und Hörner $Al\,H_1$.

Fig. 16. Caudalende des Embryo XXIV b. Ventralansicht. Vergr. 24/1. Allantois noch weiter entwickelt, bei × × beginnt sich die später deutlicher werdende Trennungsfurche *Trf* zu markiren.

Figg. 17 — 21. Querschnitte durch das Caudalende von Embryo XXII. Vergr. 90/1.

Fig. 17. Schnitt 171 (am Kopfe begonnen) durch den freien Allantoishöcker mit seiner Lichtung nur aus Entoblast und visceralem Mesoblast bestehend.

Fig. 18. Schnitt 160 (vom Kopfe her) nasal dicht vor die Amnioswurzel und die Aftermembran fallend.

Fig. 19. Schnitt 158 (vom Kopfe her) durch die Uebergangsstelle des Darmes in die Allantois fallend.

Fig. 20. Schnitt 146 (vom Kopfe her) durch das Caudalende der Gastrulaleiste.

Fig. 21. Schnitt 132 (vom Kopfe her) durch Gastrulaleiste und Rinne und den Nabelblasenstiel.

Fig. 22 — 24. Drei Sagittalschnitte durch Embryo XXI. Vergr. 132/1.

Fig. 22. Medianschnitt.

Fig. 23. Schnitt 29 durch denselben Embryo, etwas lateral von der Medianebene.

Fig. 24. Schnitt 14 durch denselben Embryo, noch mehr lateral von der Medianebene.

Fig. 25. Schnitt 13 (vom Caudalende ab) durch den Embryo XX a. Vergr. 311/1. Durch den in transversaler Lösung begriffenen Afterstrang.

Fig. 26. Schnitt 15 (vom Caudalende ab) durch denselben Embryo. Vergr. 311/1. Die transversale Lösung leitet sich bei × durch eine feine quere Spalte ein.

Taf. III.

Figg. 1 — 6. Querschnitte durch das Caudalende von Embryo XXIV b. Vergr. 90/1.

Fig. 1.	Schnitt	21	vom	Caudalende	ab	durch die Allantois.
Fig. 2.	„	25	„	„	„	durch die Allantois und Aftermembran.
Fig. 3.	„	28	„	„	„	durch das craniale Ende der Aftermembran.
Fig. 4.	„	41	„	„	„	durch das Caudalende der Gastrulaleiste.
Fig. 5.	„	55	„	„	„	durch das Cranialende der Gastrulaleiste.
Fig. 6.	„	66	„	„	„	durch den Gastrulaleistentheil der Chorda.

Fig. 7. Medianschnitt durch das Caudalende des Embryo XXI. Vergr. 311/1. Die Zellen der Aftermembran, des Caudalendes der Gastrulaleiste, der Amnioswurzel und der Allantois sind mit zahlreichen, sich intensiv färbenden Körnern durchsetzt.

Digitized by Google

Figg. 8—10. Querschnitte durch das Caudalende von Embryo XXVIII. Vergr. 43/1.

Fig. 8. Schnitt 55 vom Caudalende ab durch den Endwulst.

Fig. 9. „ 62 „ „ „ etwas weiter cranial.

Fig. 10. „ 49 „ „ „ hinter dem Endwulst durch die Aftermembran.

Fig. 11. Medianschnitt durch das Caudalende von Embryo XXVI. Vergr. 35/1.

Fig. 12. Medianschnitt durch das Caudalende von Embryo XXIX. Vergr. 35/1.

Fig. 13. Medianschnitt durch das Caudalende vön Embryo XXXII b. Vergr. 45/1. Alle drei Schnitte zeigen die ventrale Verlagerung der Allantois und Aftermembran durch die Ausbildung des Endwulstes, gleichzeitig auch die Vertiefung der den Darm bei seinem Uebergange in die Allantois einschnürenden Darmallantoisfurche.

Fig. 14. Abgeschnürte und in Auflösung begriffene Entoblastzellen aus der Allantoishöle des Embryo XXVI. Vergr. 500/1.

Fig. 15. Querschnitt 32 durch das erste Ursegment des Embryo XXII. Vergr. 311/1.

Figg. 16—20. Sagittalschnitte durch den Embryo XXI. Vergr. 132/1.

Fig. 16. Schnitt 27. Medianschnitt durch den Boden der Medullarfurche, den Kopffortsatz, Chordaentoblast und den Bogenschenkel der Pleuropericardialhöhle.

Fig. 17. Schnitt 10. Etwas weiter lateral tangirt der Längsschenkel der Pleuropericardialhöhle in der Gegend von ×···× (Fig. 7, Taf. V).

Fig. 18, Schnitt 12, und Fig. 19, Schnitt 13. Weiter medial aus der Gegend von ××···×× (Fig. 7, Taf. V) tangiren die seitliche Amnioswand.

Fig. 20. Schnitt 21 durch die Ursegmentplatte.

Fig. 21. Querschnitt 78 durch den Embryo XXII, fünf Schnitte hinter den fünf angelegten Segmenten durch die Ursegmentplatte. Vergr. 132/1.

Taf. IV.

Fig. 1—9. Querschnitte durch Embryo XXIII. Vergr. 132/1.

Fig. 1. Schnitt 8 vom Kopfende ab gerechnet durch den geschlossenen Vorderdarm, tangirt den bogenförmigen Theil der Pleuropericardialhöhle.

Fig. 2. Schnitt 14 vom Kopfende ab gerechnet durch das Ende des geschlossenen Vorderdarmes.

Fig. 3.	Schnitt 16 vom Kopfende ab gerechnet	durch das vor den Segmenten liegende Embryonalgebiet.
Fig. 4.	„ 17 „ „ „ „	
Fig. 5.	„ 44 „ „ „ „	
Fig. 6.	„ 49 „ „ „ „	
Fig. 7.	„ 59 „ „ „ „	durch das zweite Segment.
Fig. 8.	„ 84 „ „ „ „	durch das vierte Segment.
Fig. 9.	„ 120 „ „ „ „	hinter den Segmenten.

Figg. 10—18. Querschnitte durch den Embryo XXV. Vergr. 90/1.

Fig. 10. Schnitt 150 vom Kopfende an gerechnet, unsegmentirtes Gebiet.

Fig. 11. Schnitt 122 durch das vorletzte Segment.

Fig. 12. Schnitt 95 hintere Region des segmentirten Theiles.

Digitized by Google

Fig. 13. Schnitt 86, sechstes Segment.
Fig. 14. Schnitt 77, fünftes Segment.
Fig. 15. Schnitt 65, viertes Segment.
Fig. 16. Schnitt 56, drittes Segment.
Fig. 17. Schnitt 49, zweites Segment.
Fig. 18. Schnitt 21, Kopf vor den Segmenten.

Fig. 19. Querschnitt durch das achte Ursegment von Embryo XXVI b. Vergr. 132/1.

Fig. 20. Querschnitt durch das zwölfte Ursegment von Embryo XXX. Vergr. 132/1.

Fig. 21. Längsschnitt durch das achte Ursegment von Embryo XXXII a. Vergr. 210/1.

Taf. V.

Figg. 1 — 7. Querschnitt durch den Embryo XXII.

Fig. 1. Schnitt 119 vom Kopfende an gezählt durch den Kopfknoten der Gastrulaleiste. Vergr. 311/1.

Fig. 2. Schnitt 105 vom Kopfende ab, durch den Kopffortsatz, nahe vor dem Kopfknoten. Vergr. 311/1.

Fig. 3. Schnitt 88 durch den noch canalisirten Kopffortsatz im Gebiete hinter den Ursegmenten. Vergr. 311/1.

Fig. 4. Schnitt 74 durch den Kopffortsatz, der ventral eröffnet und plattenartig aufgebogen; dem unter ihm sich zurückziehenden Entoblast aufliegt, dicht hinter den Ursegmenten. Vergr. 311/1.

Fig. 5. Schnitt 45 durch die Mitte des dritten Segmentes. Vergr. 311/1.

Fig. 6. Schnitt 32 im Gebiete des ersten Segmentes. Vergr. 311/1.

Fig. 7. Schnitt 22 vor dem ersten Segmente. Vergr. 132/1. Schnitt 97 vom Kopfe ab, Schnitt 97 vom Knoten ab gezählt.

Fig. 8. Querschnitt durch das craniale Ende des Kopffortsatzes von Embryo XVII. Vergr. 311/1.

Fig. 9. Querschnitt 12 durch das craniale Ende des Kopffortsatzes und dessen Uebergang in den Chordaentoblast von Embryo XVIII. Vergr. 311/1.

Fig. 10. Querschnitt 11, vom Kopfe ab gezählt, durch den Chordaentoblast von Embryo XXIV. Vergr. 311/1.

Figg. 11 — 14. Querschnitte durch Embryo XXVIII. Vergr. 90/1. Fig. 20, Vergr. 311/1.

Fig. 11 durch das unsegmentirte Embryonalgebiet. (Schnitt 177 vom Kopfe ab.)

Fig. 12 durch die hintere Region des segmentirten Gebietes. (Schnitt 163.)

Fig. 13 die Chorda desselben Schnittes stärker vergrössert mit Chordahöhle.

Fig. 14 durch die Mitte des segmentirten Gebietes. (Schnitt 125.)

Fig. 15. Medianschnitt durch Kopf von Embryo XXXII a. Vergr. 30/1.

Fig. 16. Derselbe Schnitt bei Vergr. 210/1.

Digitized by Google

Fig. 17. Medianschnitt durch den Kopf des Embryo XXXIII. Vergr. 30/1.

Fig. 18. Derselbe Schnitt bei Vergr. 210/1.

Fig. 19. Medianschnitt durch das craniale Chordaende von Embryo XXXIII b. Vergr. 311/1.

Taf. VI.

Sechs schematische Figuren, die Bildung der Eihäute veranschaulichend.

Fig. 1. Transversalschnitt durch die noch kugelige zweiblätterige Keimblase am 12. Tage nach der Begattung.

Der Ectoblast ist im Bereiche des Embryonalschildes verdickt, ebenso der Entoblasttheil, welcher später zum Darmepithel wird = Darmentoblast.

Fig. 2. Transversalschnitt durch die schon schlauchförmige Keimblase am 13. Tage nach der Begattung.

Schild und Keimblase sind dreischichtig geworden. Peripher vom Schild bildet sich das Keimblasencölom. Der parietale Mesoblast ist gestrichelt, der viscerale durch eine continuirliche rothe Linie dargestellt. Unter dem Schild zeigt der Mesoblast Mesenchymstructur. Die Primitiv- oder Gastrularinne ist gebildet.

Fig. 3. Transversalschnitt durch ein ebenfalls ca. 13 Tage altes Ei und dessen Embryo. Das Dach des Keimblasencöloms erhebt sich rings um den Embryo in Gestalt einer ringförmigen Falte, der Amniosfalte *AF*. Die Pfeile deuten die Richtung an, in welcher sich die Faltenkuppen allmählich nähern. Peripher dehnt sich das Keimblasencölom aus und trennt allmählich den Dottersack vom amniogenen Chorion.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch ein ebenso altes Ei mit Embryo. Die Spitze des grossen Pfeiles zeigt nach dem Kopfende des Embryo.

Fig. 5. Transversalschnitt durch Embryo und Ei am 6. Tage nach der Begattung.

Die Amniosfalten sind in Verwachsung begriffen. Es ist ein Amniosnabel und ein Amniosnabelstrang gebildet, der das Amnios mit dem jetzt durch das periphere Weitergreifen des Keimblasencöloms gegen den vegetativen Pol zu fast völlig vom Dottersack abgespalteten amniogenen Chorion (seröse Hülle) verbindet. In der Umgebung des Amniosnabels fallen Ectoblastzotten Z auf der Aussenfläche des amniogenen Chorions und bindegewebige Zotten Z_1 an dessen Innenfläche auf.

Fig. 6. Schematische Darstellung der Eihüllen gegen Ende des ersten Monats im Längsschnitt. Der Embryo liegt vom Amnion umhüllt mit seiner Längsaxe parallel zur Längsaxe des Eies. An der Amniosinnenfläche findet man linsen- bis zehnpfennigstückgrosse Epithelverdickungen *EV*, auf dem Nabelstrang Zotten *NZ*. Der Amniosnabelstrang ist verschwunden, seine Intertionspunkte sind verwischt.

Der Dottersack *DS* ist, wie die grüne Strichelung andeutet, von den Spitzen gegen die Mitte zu in Rückbildung begriffen. Nur seine mittlere, grün schraffirte Portion besteht noch als ein im Interesse der Deutlichkeit etwas zu geräumig gezeichneter spindelförmiger Sack. Der Dottersackgang ist solide.

Die Allantois rückt links bis in die Spitze des amniogenen Chorions, rechts macht sie vor dem gerunzelten und necrobiotisch veränderten Eizipfel Halt.

Digitized by Google

Während das von einer Bindegewebslage überzogene Epithelblatt der Allantois (Endchorion) von dem im Amnion eingeschlossenen Embryo etwas eingebuchtet wird und überhaupt nicht bis zur Innenfläche des amniogenen Chorions reicht, trägt das aus Gallertgewebe bestehende (roth gestrichelt dargestellte) Gefässblatt der Allantois unter starker Entwickelung der gallertigen Intervascularsubstanz die Gefässe zum amniogenen Chorion und verwächst mit dessen Bindegewebslage (Exochorion). Dadurch wird das ursprünglich gefässlose amniogene Chorion zum Gefäss- oder Allantoischorion. Es trägt an der Oberfläche einfache Epithelzotten *Z* und starke leistenförmige Epithelwucherungen in die alsbald das Gefässblatt der Allantois, die Bindegewebsschicht des amniogenen Chorions vor sich herdrängend, seine Gefässe einwachsen lässt. Damit ist das definitive Verhalten der Eihäute in allem Wesentlichen ausgebildet.

Digitized by Google

Ueber den oberen Kern des N. oculomotorius.[1]

Von

Dr. L. Darkschewitsch,
Privatdocent an der Universität zu Moskau.

(Hierzu Taf. VII.)

In zwei kleinen Mittheilungen, die ich im *Neurologischen Centralblatt* für das Jahr 1885 (Nr. 5) und 1886 (Nr. 5) gemacht habe, habe ich kurz eine besondere Anhäufung von Zellen beschrieben, die ich an menschlichen Foeten gleich über dem gut bekannten Oculomotoriuskern beobachten konnte. Ich nahm diese Zellenanhäufung für einen der Oculomotoriuskerne an und bezeichnete dieselbe als „oberen" oder „kleinzelligen Oculomotoriuskern". Ausserdem habe ich noch darauf hingedeutet, dass der von mir beschriebene Kern in naher Beziehung zu den Fasern der hinteren Gehirncommissur steht, und zwar zu denen, die mehr ventral liegen und ihre Markumhüllung früher als die Dorsalfasern der Commissur erhalten.

Da gegenwärtig die Frage über die Oculomotoriuskerne immer mehr Aufmerksamkeit erregt, so halte ich es nicht für überflüssig, etwas ausführlicher über die oben genannten Resultate meiner anatomischen Untersuchungen zu berichten.

Um leichter die Localisation und die Ausdehnung des oberen Oculomotoriuskernes und die Beziehung desselben zu dem classischen Kern des N. oculomotorius sich vorzustellen, ist es am besten, eine Reihe von Querschnitten durch den oberen Vierhügel eines menschlichen Foetus von ungefähr 7—8 Monaten zu untersuchen. Die Hämatoxylinfärbung der Schnitte

[1] Obiger Aufsatz ist ein vom Verfasser eingesandter Auszug aus einem 1888 russisch erschienenen Werke.

Digitized by Google

nach Prof. Weigert ist vollständig genügend. An so gefärbten Praeparaten sind im Allgemeinen mit grosser Deutlichkeit die Besonderheiten der Zellenelemente des Kernes zu sehen; zu gleicher Zeit stellt sich die Beziehung des in Rede stehenden Kernes zu den benachbarten Faserzügen deutlich heraus.

Nehmen wir zum Ausgangspunkt unserer Untersuchungen irgend eins von unseren Praeparaten und machen uns mit dem äusseren Aussehen und der gegenseitigen Beziehung verschiedener Theile bekannt, so können wir, indem wir einen Querschnitt nach dem anderen capitalwärts betrachten, die Veränderungen an den von uns kennen gelernten Theilen des Praeparats verfolgen.

Betrachten wir zunächst den aus dem Vierhügel entnommenen Querschnitt, in welchem der rothe Kern schon als völlig entwickelt sich erweist, wo aber das Meynert'sche Bündel mit der inneren Fläche dieses Kernes noch nicht in Beziehung getreten ist. An einem solchen Querschnitt (Fig. I) fallen durch starkes Kaliber ihrer Fasern und durch ihre dunkle Färbung die Wurzeln des N. oculomotorius auf (Fig. I, 5, 8). Dieselben erscheinen zum Theil in Form von langen Bündeln (Fig. I, 5), die ungefähr in der Richtung von vorn nach hinten zwischen den rothen Kernen verlaufen, zum Theil in Form von kleinen Fragmenten (Fig. I, 8), welche den Raum zwischen dem hinteren Längsbündel und dem rothen Kern einnehmen. Um sich die Herkunft solcher kleiner Fragmente auf Querschnitten zu erklären, ist es genügend, einen Sagittalschnitt durch den Vierhügel zu betrachten. An einem solchen Schnitte ist es deutlich zu sehen, dass die meisten Wurzeln des N. oculomotorius nach ihrem Eintritt in die Hirnsubstanz in Dorsalrichtung verlaufen und dabei eher einen verticalen, als horizontalen Verlauf zeigen. Es ist klar, dass dieser Theil der Wurzeln des N. oculomotorius nicht anders, als in der Form von querliegenden und quergeschnittenen Fragmenten auf Querschnitten erscheinen kann. Das Mitzutheilende ist in der Beziehung für uns wichtig, dass wir, den eigenthümlichen Verlauf der Oculomotoriuswurzeln in Erinnerung behaltend, ohne weitere Mühe diese Wurzeln auch an solchen Schnitten zu erkennen im Stande sind, wo wir sie nicht in Form von langen Bündeln in ihrem ganzen Verlaufe vom Oculomotoriuskerne bis zur Ventralperipherie des Gehirns, sondern in Form von kleinen Fragmenten verlaufen sehen. Kehren wir nach diesem kleinen Excurse zum Praeparat Fig. I zurück, so ist ferner bemerkenswerth, dass die Fasern des hinteren Längsbündels von grossem Kaliber sind (Fig. I, 7), mit Ausnahme des äussersten Gebietes, durch welches ungleich dünnere Fasern ziehen (Fig. I, 9). Nicht minder beachtenswerth ist der Theil des Praeparats, welcher dorsal vom rothen Kern und nach aussen vom hinteren Längsbündel liegt (Fig. I, 1) und unter dem Namen For-

Digitized by Google

matio reticularis bekannt ist. Bei Neugeborenen ist dieses Gebiet durchsetzt von Fasern, die mit einer Markscheide versehen sind, während wir an unserem Schnitte in diesem Theile der Haube keine Spur von Myelinfasern antreffen. Wir dürfen auch nicht übersehen, dass die bogenartigen Fasern, die um den Aquaeductus Sylvii verlaufen und dem sog. tiefliegenden Mark des Vierhügels von Thieren entsprechen (Fig. I, 11), noch sehr schwach an unserem Schnitte entwickelt sind. Der Kern des N. oculomotorius (Fig. I, 10) besteht aus grossen blasenartigen Zellen, die theils zwischen den Fasern des hinteren Längsbündels liegen, hauptsächlich aber dorsalwärts von ihnen.

Jetzt, nachdem wir ausführlich das äussere Aussehen und die gegenseitige Beziehung der verschiedenen Theile unseres Praeparats kennen gelernt haben, wollen wir einen Schnitt nach dem anderen capitalwärts betrachten. Die ersten nach dem soeben beschriebenen folgenden Schnitte bieten fast nichts Neues. Auf der Höhe aber, wo das Meynert'sche Bündel die innere Fläche des rothen Kernes zu berühren beginnt, ändert sich merklich das Bild des Praeparats.

Zunächst fällt hier (Fig. II) die Veränderung in dem äusseren Aussehen und in der Localisation des Oculomotoriuskernes auf. Dieser letztere (Fig. II, 5) erscheint in seinem Umfange bedeutend verkleinert. Wenngleich er auch, wie früher, ziemlich nahe der Medianlinie liegt, so erscheint er doch im seitlichen Maasse bedeutend verringert, so dass zwischen dem Kern des dritten Nervenpaares und dem hinteren Längsbündel ein ziemlich grosser freier Zwischenraum zu bemerken ist. Es ist augenscheinlich, dass auf dieser Höhe des Hirnstammes der Oculomotoriuskern, den wir an dem Praeparate Fig. I beobachtet haben, schon ausläuft. Wenden wir unsere Aufmerksamkeit auf das hintere Längsbündel (Fig. II, 8, 10), so bemerken wir, dass auch im letzteren eine Veränderung stattgehabt hat, im Vergleich mit dem, was wir auf dem Praeparate Fig. I beobachtet haben. Da unterscheidet man zwar, wie auch an unserem ersten Schnitte zwei Partien, die sich durch das Kaliber ihrer Fasern unterscheiden (Fig. II, 8 und 10); dagegen ist der Umfang dieser Partien bedeutend verändert. Diejenige Partie des Längsbündels (die innere, Fig. II, 8), durch welche Fasern von grossem Kaliber ziehen, erscheint verkleinert, während die andere (die äussere, Fig. II, 10), welche meistentheils aus kleineren Fasern besteht, in ihrem Umfange vergrössert erscheint. Daher müssen wir die Thatsache constatiren, dass mit dem Kleinerwerden des Oculomotoriuskernes zu gleicher Zeit auch die starken Fasern des hinteren Längsbündels in der Zahl abnehmen. Eine besondere Aufmerksamkeit erfordert aber unser Praeparat in folgender Beziehung. Indem wir das hintere Längsbündel sorgfältig absuchen, bemerken wir leicht, dass in seiner Ausdehnung, un-

Digitized by Google

gefähr auf der Grenze zwischen den äusseren und inneren Partien, eine kleine Anhäufung von Zellen (Fig. II, 11) sich abgesondert hat, die ihrem Aeusseren nach den Zellen des Oculomotoriuskernes sehr nahe stehen, sind aber viel kleiner, als die letzteren. Diese Zellenanhäufung bildet eben den „oberen“ Kern des N. oculomotorius. Im Zwischenraume zwischen dem oberen Oculomotoriuskern und dem rothen Kern, ebenso wie im Gebiete der inneren Partie des hinteren Längsbündels, finden wir kleine Fragmente von dicken, scharf gefärbten Fasern (Fig. II, 9), in welchen ohne Mühe die Wurzeln des N. oculomotorius zu erkennen sind. Die Zahl der bogenartigen Fasern, die den Aquaeductus Sylvii umziehen (Fig. II, 13), ist bedeutend grösser geworden. Die übrigen Theile des Praeparats bieten nichts Besonderes.

Indem wir wieder eine Reihe von Querschnitten nach der soeben beschriebenen Fig. II durchlassen, wollen wir ausführlicher das Praeparat Fig. III absuchen. Das letztere ist aus der Höhe entnommen, wo das Meynert'sche Bündel den rothen Kern zu umbiegen beginnt, indem es in der Substanz desselben eine ziemlich deutliche Impression hervorbringt. Das Erste, was beim Betrachten unseres neuen Praeparats ins Auge fällt, ist der Umstand, dass der Rest des Kernes vom dritten Nervenpaar welches noch mit solcher Deutlichkeit an dem vorhergehenden Praeparate zu sehen war, hier nicht mehr vorhanden ist, und dass der Zwischenraum zwischen den hinteren Längsbündeln, welcher auf dem Praeparate Fig. I mit den Zellen des Oculomotoriuskernes völlig besetzt war, jetzt ganz frei von denselben ist. Die hinteren Längsbündel haben eine ventral-dorsale Richtung genommen und sind weit von einander entfernt. Die vordere (innere) Partie ihrer Fasern (von grossem Kaliber) hat noch mehr abgenommen (Fig. III, 6). Der obere Oculomotoriuskern, den wir zum ersten Mal an dem vorhergehenden Praeparate Fig. II angetroffen haben, hat in seinem Umfang zugenommen (Fig. III, 4). Seine Zellen sind jetzt nicht nur auf der Grenze zwischen dem hinteren und dem vorderen Theile des hinteren Längsbündels, sondern auch im vorderen Theile des letzteren zu sehen. Zur ventralen und äusseren Seite des Kernes treten noch jene Fragmente von dicken, scharf gefärbten Fasern nahe heran (Fig. III, 5), welche, wie wir schon wissen, nichts Anderes, als Wurzeln des N. oculomotorius vorstellen. An dem in Rede stehenden Praeparate tritt also mit Klarheit die nahe Beziehung zum oberen Oculomotoriuskern sowohl der Fasern des hinteren Längsbündes, als der Wurzeln des N. oculomotorius hervor. Daraus ersieht man die Aehnlichkeit in den Grundeigenschaften zwischen dem „oberen“ Kerne des N. oculomotorius und seinem unteren, klassischen Kerne: sie stehen beide in naher Beziehung zu den Wurzeln des N. oculomotorius und zu den Fasern des hinteren Längsbündels. Als scharfer

Digitized by Google

Unterschied zwischen dem einen und dem anderen Kerne an den untersuchten Praeparaten diente hauptsächlich die Grösse der Zellen, und zwar sind die des oberen Kernes ungleich kleiner, als die des unteren Oculomotoriuskernes. In der Formatio reticularis sind an dem in Rede stehenden Praeparate keine mit Myelin umhüllten Fasern zu bemerken.

Jetzt betrachten wir ein Praeparat aus einer mehr nach oben liegenden Gegend, und zwar aus der Höhe, wo das Meynert'sche Bündel die Substanz des rothen Kernes durchzieht (Fig. IV). Bei Untersuchung dieses Praeparates bemerken wir, dass die Zellen des oberen Oculomotoriuskernes in dem hinteren Längsbündel gleichmässig zerstreut sind, indem sie die vordere, sowie auch die hintere Partie desselben einnehmen (Fig. IV, 11). Die dicken Fasern des hinteren Längsbündels (Fig. IV, 9) und die der Wurzeln des N. oculomotorius (Fig. IV, 10) sind hier sehr spärlich. Um den Aquaeductus Sylvii ziehen, wie früher, die bogenartigen Fasern des sog. tiefliegenden Marks des Vierhügels (Fig. IV, 13). Ihrem Aussehen nach unterscheiden sie sich durch nichts von den Fasern, die wir schon früher an den vorhergehenden Praeparaten beobachtet haben. Nur eine neue Erscheinung tritt hier hervor. An diesem Praeparate bemerken wir nämlich zum ersten Mal, dass mit den den Aquaeductus Sylvii bogenartig umziehenden Fasern ganz neue Fasern sich vereinigen (Fig. IV, 12), welche aus dem oberen Oculomotoriuskern hervorkommen. Diese Fasern haben ganz denselben Verlauf, wie die Fasern des sog. tiefliegenden Marks des Vierhügels, unterscheiden sich aber von den letzteren durch ihr grosses Kaliber, sowie auch durch ihre Markscheide, die sehr scharf gefärbt ist. Das sind die Fasern, die einen Bestandtheil des Fasersystems der hinteren Gehirncommissur darstellen. In dieser letzteren liegen sie am meisten ventral, weshalb ich sie als „Fasern der ventralen Partie" der hinteren Commissur bezeichnet habe. Es ist auch bemerkenswerth, dass an unserem Schnitte in der Formatio reticularis, wie auch früher, keine Myelinfasern zu sehen sind. Davon wird es klar, dass die Fasern der ventralen Partie der hinteren Gehirncommissur keineswegs als die Fortsetzung der Fasern der Formatio reticularis angedeutet werden können, wie das von Autoren angenommen wird.

Betrachten wir jetzt unser letztes Praeparat Fig. V. Es stellt uns einen Querschnitt des Vierhügels aus der Höhe vor, wo das Meynert'sche Bündel, nachdem es den rothen Kern umbogen hat, auf seinen Dorsalrand sich legt. Der obere Oculomotoriuskern ist noch sehr deutlich an diesem Schnitte zu unterscheiden. Seine Lage ist ungefähr dieselbe (Fig. V, 3), aber zwischen den Zellen sind hier keine Fasern mehr vorhanden, die dem hinteren Längsbündel angehören. Die Fasern der ventralen Partie der hinteren Commissur (Fig. V, 2) haben sich in ihrer ganzen Masse

Digitized by Google

dorsalwärts stark zur Seite geschoben und schmiegen sich ventralwärts hart an die Fasern des sog. tiefliegenden Marks (Fig. V, 1). Die ersten haben einen gemeinschaftlichen Verlauf mit den letzteren, welche schraubenartig um den Aquaeductus Sylvii ziehen, indem sie immer capitalwärts steigen und immer mehr in Dorsalrichtung sich entfernen. An dem in Betracht genommenen Praeparate begegnen wir einer neuen Erscheinung. Aus dem oberen Oculomotoriuskern entsteht ein neues System von Fasern, die ventralwärts, längs dem inneren Rande des rothen Kernes, ziehen (Fig. V, 5). Vergleicht man diese Fasern mit den der ventralen Partie der hinteren Commissur, so bemerkt man, dass die ersteren den letzteren in Bezug auf Kaliber und Färbung weit nachstehen. Zu bemerken ist es noch, dass die Fasern des in Rede stehenden Systems genau die Gegend des Praeparats einnehmen, an welcher wir das hintere Längsbündel an unseren früheren Schnitten vortrafen. Ueber die Identität dieser Fasern mit denen des hinteren Längsbündels kann keine Rede sein; dagegen spricht die Ungleichheit im Kaliber und der Färbung beider Fasersysteme. Die Fasern des hinteren Längsbündels sind bedeutend dicker und stärker gefärbt, als die unseres neuen Systems. Ohne Zweifel ist es ein ganz selbständiges Fasersystem, welches aus dem oberen Theile des oberen Oculomotoriuskernes seinen Ursprung bekommt.

Wenn wir die drei von uns beobachteten Gebilde, d. h. den oberen Kern und die beiden aus diesem Kerne auslaufenden Fasersysteme an einer weiteren Reihe von Schnitten verfolgen, so stellt sich folgenderweise ihr Endschicksal heraus. Der obere Oculomotoriuskern beginnt allmählich in seinem Umfange abzunehmen, bis er endlich fast zu gleicher Zeit mit dem rothen Kerne verschwindet. — Die dicken Fasern der ventralen Partie der hinteren Commissur setzen ihren gemeinschaftlichen Verlauf mit den Fasern des sog. tiefliegenden Marks fort. Dieselben umziehen allmählich den Aquaeductus Sylvii, indem sie mit den Fasern des tiefliegenden Marks jenes Fasersystems bilden, welches gewöhnlich unter dem Namen Commissura cerebri posterior von Autoren beschrieben wird. Auch hier, hinter dem Aquaeductus Sylvii, unterscheiden sich deutlich diese Fasern von denen des tiefliegenden Marks durch ihr dickes Kaliber und ihre scharfe Färbung. Da die ersten im Vergleich mit den Fasern des tiefliegenden Marks mehr ventralwärts (d. h. näher zu dem Aquaeductus Sylvii) liegen, so benannte ich sie, wie erwähnt, „Fasern der ventralen Partie" der hinteren Gehirncommissur, im Gegensatz zu den Fasern der dorsalen Partie derselben Commissur, welche, wie wir schon gesehen haben, nichts anderes als Fasern des tiefliegenden Markes des Vierhügels vorstellen. Indem wir ferner die Fasern der ventralen Partie der hinteren Commissur verfolgen, überzeugen wir uns ohne Mühe, dass dieselben in der Zirbeldrüse einlaufen, indem sie

Digitized by Google

ihr sog. unteres Markblatt bilden. — In Betreff des anderen Fasersystems, welches aus dem oberen Oculomotoriuskern seine Herkunft bekommt, so habe ich sein Endschicksal nicht genug verfolgt. Ich konnte mich nur davon überzeugen, dass diese Fasern, ventralwärts verlaufend, den Luys'schen Körper umbiegen und zu jenem Fasersystem sich anschmiegen, welches unter dem Namen Linsenkernschlinge bekannt ist. Einige von den Fasern kreuzen sich mit denen der anderen Seite und werden also der Bildung der Linsenkernschlinge der entgegengesetzten Seite theilhaft.

Die von uns untersuchten Praeparate überzeugen uns davon, dass in dem oberen Vierhügel, längs des Bodens des Aquaeductus Sylvii, zu beiden Seiten der Medianlinie, eine nach der anderen zwei Gruppen von Zellen in Form von zwei Säulen sich erstrecken. Obgleich diese beiden Zellengruppen in verticaler Richtung (parallel der Längsaxe des Hirnstammes) ziehen, so laufen doch ihre Verticalaxen nicht völlig zusammen, und zwar liegt die untere Zellengruppe mehr zur Medianlinie, während die obere sich etwas nach aussen entfernt. Es ist noch zu bemerken, dass die obere Zellengruppe keine Fortsetzung der unteren Gruppe darstellt, weil die erstere an der Stelle sich abzusondern beginnt, wo die untere Zellengruppe, obgleich schon zu Ende gehend, aber dennoch vorhanden ist. In der That wird es unmöglich, die untere Zellengruppe als eine abgesonderte Anhäufung von für sie charakteristischen Zellen auf der Höhe zu unterscheiden, wo das Meynert'sche Bündel den rothen Kern zu umbiegen beginnt, während die obere Zellengruppe schon viel niedriger zu erkennen ist, nämlich auf der Höhe, wo das Meynert'sche Bündel der inneren Fläche des rothen Kernes sich anzuschmiegen beginnt. Die Grösse der Zellenelemente bietet den auffallendsten Unterschied zwischen beiden Zellengruppen, und zwar erweisen sich die Zellen der unteren Gruppe unvergleichbar grösser, als die der oberen, obgleich die Zellenform dieselbe erscheint. Was die Aehnlichkeit zwischen diesen beiden Zellengruppen anbetrifft, so ist dieselbe aus deren Beziehung zu den Fasern des hinteren Längsbündels und zu den Wurzeln des N. oculomotorius zu erkennen. Beide Zellengruppen stehen in sehr naher Beziehung zu den Fasern des hinteren Längsbündels, da die Fasern des letzteren in den in Rede stehenden Zellengruppen sich verlieren (die meisten in der unteren Gruppe, der geringste Theil von ihnen in der oberen). Gleicherweise verhält es sich auch mit den Wurzeln des N. oculolomotorius. Ein Theil derselben tritt nämlich aus der oberen Gruppe hervor, während die Hauptmasse von ihnen aus der unteren Zellengruppe entsteht.

Die untere Zellengruppe stellt nichts anderes vor, als den klassischen Kern des N. oculomotorius. Dieselbe Bedeutung müssen wir auch der

Digitized by Google

oberen Zellengruppe zuschreiben, da die Zellen dieser Gruppe gleicherweise in sehr naher Beziehung zu den Wurzeln des N. oculomotorius stehen. Da aber beide Gruppen sich scharf von einander so wie durch ihre Zellenelemente, so auch durch ihre Lage unterscheiden, sind wir nicht berechtigt, sie beide zu vermischen und dieselben als einen vom anatomischen Standpunkte aus unzertrennlichen Kern zu betrachten; im Gegentheil, wir müssen streng den unteren oder „grosszelligen“ Kern des N. oculomotorius von seinem oberen oder „kleinzelligen“ Kerne unterscheiden.

Die von uns untersuchten Praeparate überzeugen uns ferner davon, dass der obere Oculomotoriuskern wenigstens drei Verbindungen hat. Erstens steht er in nächster Beziehung zu den Fasern des hinteren Längsbündels zweitens steht er in directer Verbindung mit der Zirbeldrüse vermittelst der Fasern der ventralen Partie der hinteren Gehirncommissur, drittens steht er endlich in naher Beziehung zu der sogenannten Linsenkernschlinge, da ein Theil der Fasern dieses Systems aus dem oberen Oculomotoriuskern seinen Ursprung bekommt.

Zum Schluss will ich in Kürze Einiges über die Fasern der hinteren Commissur mittheilen. Die untersuchten Praeparate überzeugen uns davon, dass die Commissura cerebri posterior wenigstens von zwei Fasersystemen gebildet wird. Das eine System — die Fasern der ventralen Partie — entsteht aus dem oberen Oculomotoriuskerne, das zweite stellt das sog. tiefliegende Mark vor. Weder das eine, noch das andere steht in irgend welcher Beziehung zur Formatio reticularis. Daraus sehen wir uns berechtigt zu behaupten, dass diejenigen Autoren, nach welchen die hintere Commissur nach unten in die Formatio reticularis übergeht, durchaus Unrecht haben.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. VII.)

Fig. I. Horizontalschnitt durch den oberen Vierhügel eines menschlichen Foetus von 7 Monaten.

1. Formatio reticularis.
2. Schleife.
3. Hirnschenkelfuss.
4. Substantia Sömmeringii.
5. Oculomotoriuswurzel.
6. Rother Kern.
7. Hinteres Längsbündel (dicke Fasern).
8. Oculomotoriuswurzel.
9. Hinteres Längsbündel (dünne Fasern).
10. Unterer, grosszelliger Oculomotoriuskern.
11. Tiefliegendes Mark des Vierhügels.
12. Aquaeductus Sylvii.

Fig. II. Horizontalschnitt durch den oberen Vierhügel eines menschlichen Foetus von 7 Monaten.

1. Curpus genic. int.
2. Formatio reticularis.
3. Schleife.
4. Hirnschenkelfuss.
5. Unterer, grosszelliger Oculomotoriuskern.
6. Meynert'sches Bündel.
7. Rother Kern.
8. Hinteres Längsbündel (dicke Fasern).
9. Oculomotoriuswurzel.
10. Hinteres Längsbündel (dünne Fasern).
11. Oberer, kleinzelliger Oculomotoriuskern.
12. Absteigende Trigeminuswurzel.
13. Tiefliegendes Mark des Vierhügels.

Fig. III. Horizontalschnitt durch den oberen Vierhügel eines menschlichen Foetus von 7 Monaten.

1. Tiefliegendes Mark des Vierhügels.
2. Aquaeductus Sylvii.
3. Hinteres Längsbündel (dünne Fasern).
4. Oberer, kleinzelliger Oculomotoriuskern.
5. Oculomotoriuswurzel.
6. Hinteres Längsbündel (dicke Fasern).
7. Rother Kern.
8. Meynert'sches Bündel.
9. Tractus opticus.
10. Hirnschenkelfuss.
11. Schleife.
12. Corpus genic. ext.
13. Corpus genic. int.
14. Thalamus opticus.

Fig. IV. Horizontalschnitt durch den oberen Vierhügel eines menschlichen Foetus von 7 Monaten.

1. Thalamus opticus.
2. Corpus genic. int.
3. Corpus genic. ext.
4. Schleife.
5. Tractus opticus.
6. Hirnschenkelfuss.

Digitized by Google

7. Rother Kern.
8. Meynert'sches Bündel.
9. Hinteres Längsbündel (dicke Fasern).
10. Oculomotoriuswurzel.
11. Oberer kleinzelliger Oculomotoriuskern.
12. Ventrale Partie der Fasern der hintern Commissur.
13. Dorsale Partie der Fasern der hinteren Commissur (tiefliegendes Mark des Vierhügels).
14. Aquaeductus sylvii.

Fig. V. Horizontalschnitt durch den Hirnstamm eines menschlichen Foetus von 7 Monaten.

1. Dorsale Partie der Fasern der hinteren Commissur (tiefliegendes Mark des Vierhügels).
2. Ventrale Partie der Fasern der hinteren Commissur.
3. Oberer. kleinzelliger Oculomotoriuskern.
4. Meynert'sches Bündel.
5. Fasern, die aus dem oberen Oculomotoriuskern entstehen und ventralwärts ziehen.
6. Rother Kern.
7. Luys'scher Körper.
8. Innere Kapsel.

Digitized by Google

Ueber die Lymphcapillaren der Chorioidea.

Von

Dr. A. Alexander.

(Hierzu Taf. VIII.)

Dass die Lymphcapillaren mit Lymphgefässen in Verbindung stehen und zu denselben ihren Abfluss haben, ist oft beschrieben worden und meist auch nicht sehr schwierig nachzuweisen. Wie dagegen die Spalten des Bindegewebes ihren Abfluss bewerkstelligen, ist noch wenig klargelegt.

Dass sie einen directen Abfluss haben, ist sehr wahrscheinlich, denn die subdermalen Injectionen im lebenden Individuum werden bekanntlich sehr schnell resorbirt, selbst bei grosser Quantität der Injectionsflüssigkeit, und eine so schnelle und umfangreiche Resorption lässt sich kaum anders, als durch einen unbehinderten Abfluss zu den Lymphgefässen hin erklären.

Ein Umstand dagegen, der wider einen solchen Abfluss der Lymphspalten des Bindegewebes zu sprechen scheint, ist der, dass es kaum gelingt, diese Spalten, sei es von den Lymphcapillaren, sei es von den Lymphgefässen aus, durch retrograde Injection zu füllen, wenn nicht ein übermässiger Injectionsdruck angewendet wird oder eine Maceration des Gewebes vorausgegangen ist.

Und gerade die saubere und abgerundete Füllung der Capillaren hat meist den Verdacht erweckt, dass dieselben zu ihrer Umgebung in keiner directen Communication stehen.

Wenn man jedoch bedenkt, dass die gesammte Construction des Lymphgefässsystems die Tendenz zeigt, retrograde Injectionen überhaupt nicht zuzulassen, dass die Möglichkeiten einer Klappenwirkung ihrer Form nach sehr vielfältige sind und auch bei den Lymphcapillaren leicht wirksam sein

Digitized by Google

können, dass retrograde Injectionen besonders geeignet sein dürften, hier die etwa vorhandenen Zuflussöffnungen durch Erweiterung der Räume zu verlegen, so kommt man doch dazu, die Möglichkeit eines Offenseins auch bei den Lymphcapillaren anzunehmen, jedenfalls den negativen Resultaten der retrograden Injection keine zu hohe Bedeutung beizumessen.

Hierbei muss noch besonders hervorgehoben werden, dass auch die Injection der Lymphcapillaren durch Einstich, wie sie vorzugsweise für die Darstellung derselben verwendet wird, sobald sie gelungene Praeparate giebt, ebenfalls in die Gattung der retrograden Injection gehört. Denn diejenigen Einstichsinjectionen, bei welchen etwa wirklich neben den Capillaren auch noch Spalten gefüllt worden sind, dürften meistens den Eindruck eines Extravasates, nicht eines gelungenen Praeparates machen. Füllen sich aber nur die Capillaren, wie es bei gelungenen Praeparaten sein soll, so ist hier auch die Wirkung der retrograden Injection sehr naheliegend.

Dem gegenüber schien es, als wenn die von Altmann[1] beschriebene Imprägnationsmethode hier bessere und zuverlässigere Resultate ergeben müsste, und habe ich es deshalb unternommen, an einem bestimmten Lymphcapillargebiet, nämlich dem der Choroidea, mit Hülfe jener Methode die Frage zu prüfen, ob diese Lymphcapillaren geschlossen sind oder nach rückwärts gehende Verbindungen mit den Spalten des Bindegewebes besitzen.

Die Bedeutung der Imprägnationsmethode von Altmann beruht augenscheinlich darin, dass sie alle jene übeln Wirkungen, welche durch den Injectionsdruck hervorgerufen werden können, ausschliesst. Da gerade die feinsten Lymphräume auch gegenüber geringem Druck äusserst veränderlich sein dürften, so ist jener Umstand hier von wesentlichem Werth. Andererseits hat allerdings jene Methode den grossen Uebelstand, dass ihr Gelingen von dem jeweiligen Füllungszustande etwaiger Hohlräume mit Lymphe abhängig ist, daher durften, bei den feinsten Hohlräumen besonders nur die positiven Resultate, nicht die negativen, als massgebend gelten Es kam also hier, wie so oft in der Histologie, darauf an, günstige Objecte zu finden und auszunutzen.

In der Chorioidea des Rindes ist bereits von Altmann[2] ein Lymphcapillarnetz beschrieben worden, welches derselbe mit Hülfe seiner Imprägnationsmethode dargestellt hat. Dasselbe liegt zwischen dem Blutcapillarnetz der Chorioidea und ihrem Tapet; durch das letztere wird es in bestimmter Weise nach aussen hin abgegrenzt.

[1] R. Altmann, Ueber die Verwerthbarkeit der Corrosion in der mikroskopischen Anatomie. *Archiv für mikroskopische Anatomie*. 1879.

[2] A. a. O.


Digitized by Google

Deswegen, und weil die so abgegrenzte Schicht von sehr geringer Dicke ist, erschien sie gerade für die genauere Untersuchung durch die Imprägnation sehr geeignet.

In der beigegebenen Fig. 1 findet sich zunächst ein Bild von den gleichzeitig dargestellten Blut- und Lymphcapillaren der Rinderchorioidea vor. Das Praeparat war so hergestellt, dass vorher der frische Bulbus von der Ophthalmica aus mit wässerigem Berliner Blau injicirt wurde; dann wurde der vordere Theil des Augapfels hinter der Ora serrata abgetrennt, die Retina entfernt und das Uebrige in die Oelmischung gebracht. Nach der Imprägnation und der Osmiumbehandlung wurde nicht corrodirt, sondern es wurden Flachschnitte von dem Tapet abgenommen und danach das Bild mit der Camera gezeichnet.

Diese gleichzeitige Darstellung der Blut- und der Lymphcapillaren erschien insofern von Werth, als dadurch die gegenseitigen Beziehungen der Grössen- und Lagerungsverhältnisse beider Netze zu einander klar gestellt wurden. Die Abgrenzung beider durch das starre Tapet lässt an ihrer Zusammengehörigkeit keinen Zweifel aufkommen und giebt somit das Bild diejenigen Verhältnisse wieder, wie man sie anderweitig oft genug durch doppelte Injection der Blut- und Lymphcapillaren gefunden hat.

Es erschien zunächst von Interesse, zu untersuchen, welche Verbreitung und Constanz diesem Lymphcapillarnetz innerhalb der Thierreihe zukommt, und stellte sich hier die merkwürdige Thatsache heraus, dass ein so ausgiebiges Capillarnetz nur bei denjenigen Augen vorhanden ist, welche ein Tapet haben; an tapetlosen Augen gelingt es in dieser Gewebsschicht nur, feine, unbestimmt geformte und dicht gedrängte Gewebsspalten darzustellen. Es scheint also, als wenn die Gegenwart des Tapetes hier einen formenden Einfluss auf die Ausbildung jenes Lymphcapillarnetzes besitze.

Diejenigen Augen, welche ein Tapet haben, zeigen auch eine bestimmte Ausbildung grösserer Maschenräume von Capillaren. Dieselben variiren in ihrer Grösse bei einem und demselben Auge; dies sollen die beiden Abbildungen (Figg. 4 und 5) demonstriren, welche beide von demselben Schafauge entnommen sind. Beide Bilder sind mit Hülfe der Camera bei 120facher Vergrösserung gezeichnet nnd zeigen immerhin recht beträchtliche Grössenunterschiede der Capillarmaschen. Im Uebrigen bleibt bei beiden der Charakter eines wohl ausgebildeten Capillarnetzes erhalten.

Wenn man bei den mit einem Tapet versehenen Augen diejenigen Partien der Chorioidea untersucht, welche tapetfrei sind, so erhält man ebenfalls nur Gewebsspalten.

Diese letztere Thatsache führte dazu, beim Rinde insbesondere noch diejenigen Theile der Chorioidea zu untersuchen, welche den Uebergang des Tapetes zum tapetfreien Theil enthalten, und man erhält hier inter-

Digitized by Google

essante Bilder, wie dasjenige der Fig. 2. Man findet dann auf dem Tapet noch wohl ausgebildete Lymphcapillaren, während nach der tapetfreien Seite hin dieselben allmählich in Spalten übergehen. In Folge des geringen Volumens dieser Spalträume erscheint das Osmiumfett hier noch durchscheinend braun, während die dickeren Capillarmaschen undurchsichtig schwarz sind.

Dieser Uebergang der Formen ist nicht immer ein so plötzlicher, wie in der beigegebenen Figur, und dann im mikroskopischen Bilde auch nicht so eindringlich, da erst im Verlauf einer grösseren Strecke die Umwandlung der Gewebsspalten beobachtet werden kann. Findet man aber Stellen, wo dieser Uebergang so vor sich geht, wie in dem beigegebenen Bilde, so vermag man noch innerhalb desselben Gesichtsfeldes die Formenvermischung zu beobachten. Hierdurch ist zum wenigsten erwiesen, dass Lymphspalten und Lymphcapillaren einander nicht als heterogene Elemente gegenüber stehen, sondern dass beide in einander übergehen können.

Dagegen wollte es nicht gelingen, in der Rinderchorioidea oder in der des Schafes auf dem Tapet selbst eine directe Verbindung der einzelnen Lymphcapillarmaschen zu ihrer Umgebung zu demonstriren. Entweder erhält man hier die glatten, abgerundeten Capillaren, wie in den beigegebenen Bildern ohne Füllung der Gewebsspalten, oder eine so dichte Füllung der letzteren, dass eine erfolgreiche Beobachtung der Beziehungen beider unmöglich ist. Trotz ihrer geringen Dicke scheint die Lymphcapillarschicht der Chorioidea hier immer noch zu stark zu sein, um eine solche Beobachtung zu gestatten.

Zuweilen finden sich nach der Corrosion solche Stellen in den Praeparaten vor, welche an den regelmässigen und abgerundeten Maschen, wie sie in Figg. 1, 4 und 5 dargestellt sind, noch Anhängsel zeigen, und es erhellt an solchen Stellen, wie möglicherweise auch sonst das Verhalten der Capillarmaschen zu ihrer Umgebung sein mag. Prägnante und überzeugende Bilder für diesen Zweck habe ich indess in der Chorioidea des Rindes und Schafes nicht erhalten.

Es fand sich jedoch in der Chorioidea des Pferdeauges ein Object, welches bei weitem günstigere Verhältnisse darbietet. Die Gewebsschicht, welche nach innen vom Tapet liegt und die Capillarnetze enthält, ist hier so dünn, dass man die Oelmischung (Ricinus-Alcohol) concentrirter nehmen darf, ohne eine übermässige Füllung und eine dadurch bedingte Undurchsichtigkeit des Corrosionspraeparates befürchten zu müssen.

Hierdurch gewinnt das Lymphcapillarnetz ein ganz anderes Aussehen, wie Fig. 3 es zeigt. Anstatt der abgerundeten Formen sieht man oft die einzelnen Maschen mit vielen Ausläufern in die Umgebung hineinragen, so dass eine prägnantere Darstellung der Beziehungen zu dieser Umgebung

Digitized by Google

kaum gedacht werden kann. Dabei erreicht man diesen Effect ohne grosse Mühe fast in allen tapethaltigen Theilen dieser Chorioidea. Die Identität der Lagerung in einer so schaf abgegrenzten Schicht, sowie die Analogie der Füllung und der Grössenverhältnisse lassen kaum einen Zweifel daran übrig, dass wir es hier mit denselben Elementen zu thun haben, wie in der Chorioidea des Rindes und Schafes, trotz der scheinbaren Verschiedenheit des Aussehens. Diese Praeparate der Chorioidea des Pferdes geben demnach einen bestimmten Anhalt, wie man sich die feinsten Wurzeln der Saugadern vorstellen kann. An der Natürlichkeit des Bildes kann wegen der oben erwähnten Eigenschaften der Imprägnationsmethode nicht gezweifelt werden.

Wagt man es, auch an der Rinderchorioidea ähnliche concentrirtere Mischungen mit Ricinusöl anzuwenden, so kann man auch hier stellenweise ähnliche Bilder erzielen, meist aber erscheint das Gewebe so überfüllt, dass die Objecte für die Beobachtung unbrauchbar werden, und hat daher diese Art der Untersuchung bei der Chorioidea des Rindes wenig Befriedigendes, während sie bei der Chorioidea des Pferdeauges in der beschriebenen Weise zu guten Resultaten führt.

Wegen der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit der Formgestaltung lymphatischer Räume können allerdings aus so vereinzelten Bildern allgemeine Regeln kaum abgeleitet werden.

Wir wissen es nicht, ob zwischen Lymphspalten und Lymphgefässen sich immer Lymphcapillaren als Uebergangsgebiete dazwischen legen oder nicht; dieser Uebergang kann aber jedenfalls sowohl an einzelnen Maschen, als an ganzen Netzgebieten stattfinden, wie die Figg. 3 und 2 es zeigen.

Ueber die weiteren Abflusswege dieser Lymphcapillarschicht giebt die Imprägnationsmethode keinen Aufschluss; wohl deshalb nicht, weil, wie es aus der Anordnung der chorioidealen Blutgefässe wahrscheinlich wird, diese Abflusswege senkrecht zur Fläche der Chorioidea nach aussen ziehen. Ich habe es mehrfach versucht, durch directen Einstich diese Lymphcapillaren und ihre Abflusswege zu füllen, es ist mir dies jedoch nicht gelungen und zwar, wie ich glaube, deshalb, weil die Schicht viel zu dünn und zart ist, um eine solche rohe Manipulation zuzulassen. Denn wenn auch die von mir verwendeten Canülen nur einen äusseren Durchmesser von 0·375 ^{mm} hatten, so lehrte schon die Beobachtung beim Versuch, dass dieselben für die zu behandelnden Gewebe noch viel zu dick waren; feinere Canülen konnten dagegen nicht aufgetrieben werden.

Am Schlusse meiner Arbeit angelangt, kann ich es nicht unterlassen, Hrn. Prof. Altmann für seine gütige Unterstützung bei der Anfertigung derselben meinen herzlichsten Dank zu sagen.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. VIII.)

Fig. 1. Blut und Lymphcapillaren der Chorioidea des Rindes. Olivenöl-Alkohol-Aether. Vergrösserung 144.

Fig. 2. Lymphcapillaren der Chorioidea des Rindes an der Grenze des Tapetes mit Uebergang in die Lymphspalten des tapetfreien Theiles. Olivenöl-Alkohol-Aether. Vergrösserung 80.

Fig. 3. Lymphcapillaren der Chorioidea des Pferdes. Ricinus-Alkohol. Vergrösserung 100.

Figg. 4 und 5. Lymphcapillaren der Chorioidea des Schafes; grosse und kleine Formen. Olivenöl-Alkohol-Aether. Vergrösserung 120.

Digitized by Google

Ueber die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugethierembryonen.

Von

Dr. Edvard Ravn
in Kopenhagen.

(Hierzu Taf. IX u. X.)

Die sehr sparsame Litteratur über diesen Gegenstand findet man bis zum Jahre 1883 sorgfältig zusammengestellt und ausführlich besprochen in der unten citirten Abhandlung von Uskow; seit der Zeit sind nur wenige Arbeiten über dieses Thema erschienen. Ich begnüge mich daher damit, die Titel derjenigen Werke anzuführen, die von Interesse sind, ohne mich hier auf nähere Kritik derselben einzulassen.

Baer, *Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere.* 1837. Bd. II.

Kölliker, *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* 1879. 2. Aufl.

Balfour, *Handbuch der vergleichenden Embryologie.* Uebersetzt von Vetter. 1881.

Hertwig, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere.* 1888. Bd. II.

Cadiat, Du développement de la portion céphalo-thoracique de l'embryon. *Journal de l'anatomie et de la physiologie.* 1878.

His, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* 1868.

Derselbe, *Unsere Körperform.* 1874.

Derselbe, *Anatomie menschlicher Embryonen.* I. 1880. III. 1885.

Derselbe, Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. *Dies Archiv.* 1881.

Uskow, Ueber die Entwickelung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Cöloms. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1883.

Waldeyer, Ueber die Beziehungen der Hernia diaphragmatica congenita zur Entwickelungsweise des Zwerchfelles. *Deutsche medicinische Wochenschrift.* 1884.

Lockwood, The early development of the pericardium, diaphragm and great veins. *Proceedings of the royal society.* 1887.

Derselbe, Abstract of lectures on the development of the organs of circulation and respiration, including the pericardium, diaphragm and great veins. *British medical Journal.* April 7, 1888.

Digitized by Google

Ich habe fast ausschliesslich mit Kaninchenembryonen gearbeitet, und habe mich der Born'schen Plattenmodellir-Methode bedient, um plastische Vorstellungen der verwickelten Verhältnisse zu gewinnen. Die Arbeit ist theils im Kopenhagener anatomischen Institute (Prof. Chievitz), theils im Erlanger zoologischen Institute (Prof. Selenka) ausgeführt.

I. Die Bildung des Septum transversum und des primären Zwerchfells.

Ich beginne meine Schilderung mit der Beschreibung eines Kaninchenembryo von 8 bis 9 Urwirbeln, entsprechend dem jüngsten von His in „Mittheilungen zur Embryologie u. s. w." erwähnten Embryo und dem von Uskow beschriebenen Embryo III. In Fig. 1 gebe ich eine Abbildung von dem cranialen Theile eines solchen Embryo, von der Ventralseite gesehen. Hier bezeichnet *pr* die von v. Beneden und Julin[1] beschriebene mesodermfreie Stelle der Keimscheibe, das Proamnion (nur aus Ecto- und Entoderm bestehend); am Rande desselben (x_1, x_2, x_3, x_4) weichen seine beiden Blätter auseinander, um dem dazwischen gelagerten Mesoderm Platz zu machen; *a a* ist die vordere Darmpforte. Durch das Proamnion schimmert der freie Theil des Kopfes durch oder der Theil desselben, der auf allen Seiten von Ectoderm bekleidet ist; caudalwärts von diesem Theile kommt eine Strecke (von x_1 bis *a a*), wo zwar wie in der vorhergehenden der Vorderdarm geschlossen ist, wo aber die ventrale Leibeswand noch keinen Ueberzug von Ectoderm besitzt, dagegen aus Mesoderm und Entoderm besteht. Das Mesoderm dieser ventralen Leibeswand vereinigt sich am Rande des Proamnion (x_3) mit dem Mesoderm der dorsalen Leibeswand und hört hier auf, während das Entoderm der Ventralwand mit dem den Rücken des Embryo und die ganze Oberfläche des freien Theiles des Kopfes bekleidenden Ectoderm verschmilzt, um das Proamnion zu bilden. Caudalwärts von der vorderen Darmpforte kommt dann die grosse Strecke, auf welcher der Darmcanal noch offen ist.

Das Mesoderm ist überall, ausgenommen natürlich im sogenannten Stammtheil des Embryo, in seine beiden Schichten, somatisches und splanchnisches Mesoderm, gespalten. Caudalwärts von der vorderen Darmpforte trifft man jederseits eine Höhle oder Spalte im Mesoderm; cranialwärts von derselben dagegen haben sich diese beiden Höhlen, durch den Verschluss des Darmes und durch Schwinden seines ventralen Gekröses, ventralwärts vom Vorderdarm vereinigt, so dass man hier nur eine gemein-

[1] Recherches sur la formation des annexes foetales chez les mammifères (lapin et chiroptère). *Archives de biologie.* 1884. Bd. V.


Digitized by Google

same mediane Höhle trifft. Diese letztere ist die von His sogenannte Parietalhöhle (Herzhöhle Remak, Halshöhle Kölliker, Pericardialhöhle Cadiat, primäre Pericardialhöhle Uskow), während die ersterwähnten beiden Höhlen von demselben Verfasser Rumpfhöhlen genannt werden. Die Parietalhöhle endigt blind cranialwärts, lateralwärts ist sie beiderseits da geschlossen, wo das somatische und das splanchnische Mesoderm sich mit einander vereinigen, also am medialen Rande des Proamnion (an x_3); caudalwärts ist sie, wie es aus Fig. 1 leicht verständlich sein wird, in der Mitte geschlossen, indem die Ventralwand des Vorderdarmes, die aus Ento- und Mesoderm besteht, sich bogenförmig in die Ventralwand der Parietalhöhle umbiegt, die ja aus denselben Schichten besteht. Diese Uebergangsplatte, welche ich „Boden der Parietalhöhle" nennen werde, bildet selbstverständlich den „Bogen" der vorderen Darmpforte (Fig. 1). Nur in der Mitte hat nun aber die Parietalhöhle einen Boden; jederseits setzt sie sich neben diesem medianen Boden in einen ziemlich weiten Gang fort, der sie mit der Rumpfhöhle derselben Seite in Verbindung setzt. Der Gang, dem ich, um ihn kurz erwähnen zu können, den Namen Ductus communicans geben werde, erstreckt sich selbstverständlich nur bis an's caudale Ende des Proamnion (bis x_4); denn nur so weit ist er lateralwärts geschlossen durch die Vereinigung des somatischen und des splanchnischen Mesoderms. Von da an öffnet er sich in die Rumpfhöhle, die lateralwärts nicht geschlossen ist, d. h., die sich ausserhalb der lateralen Grenze des Embryo in die Aussenzone der Keimscheibe fortsetzt. Hierin zeigt sich also ein durchgreifender Unterschied zwischen der Parietalhöhle mit den beiden Ductus communicantes einerseits und den Rumpfhöhlen andererseits: die Parietalhöhle und die Ductus sind lateralwärts geschlossen, die Rumpfhöhlen sind es nicht.

Die Vena omphalo-mesenterica (Fig. 1 *v o m*) folgt, wie es v. Beneden und Julin beschrieben haben, dem lateralen und caudalen Rande des Proamnion; sowohl an Flächenbildern als an Querschnitten überzeugt man sich indessen leicht davon, dass sie nicht gerade im Vereinigungsrande der beiden Mesodermplatten liegt, sondern in der ventralen Platte, ein wenig entfernt von diesem Rande. Nur am caudalen Ende des Proamnion (an x_4) ist es schwer, dieses mit voller Sicherheit zu entscheiden, ich glaube aber auch hier gesehen zu haben, dass die Vene wirklich die erwähnte Lage hat. In der Fig. 1 ist die Entfernung vom Rande des Proamnion überall ein wenig übertrieben. Nachdem sie das caudale Ende des Proamnion (x_4) passirt hat, läuft sie in der Richtung nach cranial- und medialwärts, liegend in der ventralen Wand des Ductus communicans; am cranialen Ende desselben liegt sie an der lateralen Wand der vorderen Darmpforte und dann, in die eigentliche Parietalhöhle eingetreten, in der dorsalen

Digitized by Google

Wand dieser Höhle. Nach kurzem Verlaufe tritt sie mit der entsprechenden Vene der anderen Seite in Verbindung und verschmilzt mit dieser. (Man vergleiche die Querschnitts-Abbildungen von diesem Stadium bei His und Uskow.) In diesem Stadium liegt also die Vereinigungsstelle der beiderseitigen Venae omph.-mes. (oder der beiden Herzschenkel) etwas cranialwärts vom Boden der Parietalhöhle (Fig. 1). Die Vene springt, während ihres Verlaufes durch den Ductus comm., stark in die Lichtung derselben ein; es ist doch überall offene Communication zwischen Parietal- und Rumpfhöhle dorsalwärts und zu beiden Seiten von der Vene; es ist überhaupt noch keine Anlage einer Scheidewand zwischen diesen Höhlen.

Eine solche findet sich erst in dem folgenden Stadium, als welches ich einen Kaninchenembryo von 11 bis 12 Urwirbeln beschreibe; von einem solchen gebe ich in den Figg. 2 und 3 zwei Querschnittsabbildungen. Der Schnitt Fig. 2 geht gerade durch den Boden der Parietalhöhle, während Fig. 3 einen Schnitt etwas mehr caudalwärts, ungefähr in der Mitte des Duct. comm. darstellt. Als auffallendste Erscheinung im Gegensatze zu dem vorigen Stadium zeigt sich hier eine Verwachsung der dorsalen Wand der Vena omph.-mes. (also des splanchnischen Mesoderms) mit dem gegenüberliegenden somatischen Mesoderm auf der Strecke der Vene, die durch den Ductus comm. läuft. Die Verwachsung findet nur innerhalb dieses Ductus statt; sie reicht von der Stelle, wo die Vene das caudale Ende des Proamnion passirt (Fig. 1 x_4), bis zum Niveau des Bogens der vorderen Darmpforte, welcher durch den fortschreitenden Verschluss des Vorderdarmes etwas nach caudalwärts gerückt ist. Fig. 3 zeigt die Verwachsung, in Fig. 2 hat sie gerade aufgehört. Gleichzeitig mit diesem Vorgange ist auch eine grössere Strecke der beiderseitigen Venae omph.-mes. zur Vereinigung gekommen, und namentlich sind jetzt die ganzen Strecken innerhalb der Parietalhöhle vereinigt worden, so dass also nun die Vereinigungsstelle gerade auf dem Boden der Parietalhöhle ruht. Ferner hat der Embryo angefangen, sich von Seite zu Seite ventralwärts zusammenzubiegen; dadurch ist die frühere dorsale Wand der Vene (und des Ductus) mehr zu einer lateralen Wand geworden, und die ventrale mehr zu einer medialen (Figg. 2 und 3). Endlich ist auch eine ventrale Biegung des Embryo in cranio-caudaler Richtung eingetreten: der Theil des Embryo, der cranialwärts vom caudalen Ende des Proamnion liegt, befindet sich nicht mehr in der Ebene der Keimscheibe, sondern steht ungefähr rechtwinkelig auf dieser, so dass der Kopf in die Höhle der Keimblase eingesengt ist. Dadurch ist das Proamnion natürlich mit eingestülpt worden, und wenn man dann Querschnitte des Kopftheiles macht, bekommt man Bilder wie Figg. 2 und 3, die das Proamnion (*pr*) als eine zweiblätterige (aus Ecto- und Entoderm gebildete) Membran zeigen, welche die Rücken- und Seitenflächen des Embryo um-

Digitized by Google

geben, während sie mit der Ventralfläche verwachsen ist, indem ihr Entodermblatt einen Theil eben dieser Ventralfläche bildet (vergl. v. Beneden und Julin a. a. O.)

Durch die erwähnte Verwachsung zwischen der Vene und der gegenüberliegenden Wand innerhalb des Ductus comm. ist dieser in zwei Gänge getheilt worden, einen medialen und einen lateralen, von denen, wegen der ventralen Zusammenbiegung des Embryo, ersterer zugleich dorsal liegt, letzterer ventral. Diese Gänge werde ich Recessus parietalis dorsalis (*r p d*) und ventralis (*r p v*) nennen, indem ich die His'sche Benennung beibehalte. Der ventrale Recessus ist, wegen des schrägen Verlaufes der Vene (vergl. Fig. 1), cranialwärts ziemlich weit, caudalwärts dagegen sehr eng; ich glaube aber, dass eine Zeit lang wirklich eine caudale Oeffnung dieses Recessus existirt (was natürlich nur möglich ist, wenn die Vena omph.-mes., wie ich es oben angenommen habe, nicht gerade im Vereinigungsrande der beiden Mesodermplatten, x_1 Fig. 1, liegt); liese Oeffnung schliesst sich indessen allenfalls sehr bald, und der Recessus pariet. ventr. wird dadurch zu einer caudalwärts blind geschlossenen Bursa parietalis, wie His (*Mittheilungen zur Embryologie* u. s. w.) meint, dass sie schon von Anfang an existirt. Der Recessus pariet. dors. dagegen ist in seinem ganzen Verlaufe ungefähr von derselben Weite; er ist (Fig. 3 *r p d*) eine in dorso-ventraler Richtung comprimirte Spalte, ventralwärts begrenzt von der Vena omph.-mes. (*v o m*), dorsalwärts von der Wand des Vorderdarmes und der dorsalen Bauchwand.

Die Scheidewand, welche also die beiden Recessus (oder den Recessus pariet. dors. und die Bursa pariet.) innerhalb des Ductus comm. trennt, und welche die grosse Vena omph.-mes. enthält, ist die Bildung, die von His Septum transversum genannt wird (Cloison mésodermique Cadiat, Mesocardium laterale Kölliker, Verwachsungsbrücke Uskow). Das Sept. transv. bewirkt eine Verbindung zwischen der Leibeswand einerseits und der Darmwand nebst dem Herzen andererseits, und bildet so den kürzesten Weg für die Gefässe, die unterdessen in der Leibeswand enstanden sind, um ihr Blut dem Herzen zuzuführen. Diese Gefässe, die so in das craniale Ende der Vena omph.-mes. zu münden kommen, sind erstens die Vena umbilicalis, die an dem caudalen Ende der Scheidewand in sie eintritt, und zweitens der aus der Vereinigung der Venae jugularis und cardinalis entstandene Ductus Cuvieri, der am cranialen Ende das Septum betritt. In Fig. 3 ist keine von den Einmündungsstellen dieser Gefässe getroffen; dorsalwärts sieht man neben den Aorten die Venae cardinales (*v ca*), die mehr cranialwärts mit den Venae jugulares zusammentreffen, um von der Vereinigungsstelle aus den Ductus Cuvieri in der Leibeswand ventralwärts dem cranialen Ende des Septum zuzuschicken. Die Vena umbilicalis ist

Digitized by Google

schon in einer mehr caudalwärts gelegenen Ebene, als der Schnitt Fig. 3 darstellt, in die Vena omph.-mes. eingemündet.

Die Bildung des Septum transversum ist der erste Anfang einer Scheidung der Leibeshöhle in mehrere von einander abgeschlossene Räume. Indessen hat in der That dieses Septum nur wenig Antheil an der Bildung des Diaphragma; viel mehr hat es Bedeutung für die Trennung der Pleural- und Pericardialhöhle von einander. Nur das caudale Ende desselben trägt auch dazu bei, die Höhlen der Brust von der Bauchhöhle zu scheiden.

His (*Mittheilungen zur Embryologie*) betrachtet, ebenso wie Kölliker, das Septum transversum als eine von Anfang an existirende Bildung; es ist nämlich der Boden der Bursa parietalis. Ich habe oben auseinandergesetzt, dass ein solcher Boden meiner Meinung nach nicht als ursprüngliche Bildung besteht; und sollte er auch wirklich von Anfang an vorhanden sein (oder die Vena omph.-mes. gerade im Proamnionrande Fig. 1, x_4 liegen), ist es doch sicher, dass eine secundäre Verwachsung der Vene und der dorso-lateralen Leibeswand innerhalb des Duct. comm. eintritt, und dass also wenigstens der grösste Theil des Septum transversum eine secundäre Bildung ist. Uskow sieht auch in seiner „Verwachsungsbrücke" eine primäre Bildung; denn, obwohl His in „Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven"[1] das Entgegengesetzte annimmt, sagt Uskow doch ausdrücklich (a. a. O. S. 197): „Die Spaltung der Seitentheile des Mesoblasten bei der Bildung des Cöloms geschieht .... in grosser Ausdehnung, wobei jedoch die eine Zeit lang zurückbleibenden Verbindungsbrücken, mit Ausnahme einer, bald verschwinden. Diese bleibende Verbindung, welche mit dem Namen „Verwachsungsbrücke" von uns bezeichnet wurde u. s. w." Wenn er daher schon im Embryo III, welcher meinem ersterwähnten Embryo entspricht, die Verwachsungsbrücke findet und abbildet (a. a. O. Fig. 1, Taf. III), glaube ich, dass er als solche die Verbindung der beiden Mesodermplatten am caudalen Proamnionrande (Fig. 1 x_4) angesehen hat, die sich an Querschnitten dieser Stelle natürlich ganz so präsentirt, wie Uskow's Abbildung zeigt; aber diese Verbindung der Mesodermplatten ist doch selbstverständlich nicht mit dem Septum transv. oder der Verwachsungsbrücke identisch.

In der folgenden Zeit rückt nun der Bogen der vorderen Darmpforte, durch die fortschreitende Schliessung des Vorderdarmes, immer mehr und mehr caudalwärts; dadurch wird natürlich der Duct. comm. kürzer und kürzer, indem sein cranialer Theil in die Parietalhöhle eingezogen wird (vgl. Fig. 1). Bei einem neuntägigen Embryo liegt der Bogen der vorderen Darmpforte ungefähr im Niveau des caudalen Endes des Septum transv., und der Duct. comm. ist also auf ein Minimum reducirt worden. Hand

[1] *Dies Archiv.* 1887. S. 439.

Digitized by Google

in Hand mit diesem Vorgange geht die fortschreitende Vereinigung der beiden Venae omph.-mes., und beim neuntägigen Embryo ist die ganze Strecke jeder Vene, die mit der dorsalen Bauchwand verwachsen ist, also die Strecke, die bei meinem zweiten Embryo im Ductus comm. lag, mit der entsprechenden Venenstrecke auf der anderen Seite vereinigt worden, oder, was dasselbe ist, die beiden Septa transversa sind zu einem geworden, das als eine frontal gestellte Quererhöhung auf dem Boden der Parietalhöhle ruht, von der einen lateralen Parietalhöhlenwand zur anderen reichend. Hierdurch ist auch das im Septum transv. liegende Stück der beiden (vereinigten) Venae omph.-mes. zu einem querliegenden Sammelcanal derjenigen Venen geworden, die ihr Blut dem Herzen zuführen, und das Septum transv. ist daher jetzt identisch mit dem His'schen Sinus oder Saccus reuniens (vgl. *Anatomie menschlicher Embryonen* III). Dieser geht nun in diesem Stadium ohne Abgrenzung cranialwärts in das Atrium des Herzens über und caudalwärts ebenso in den Parietalhöhlenboden; erst später bilden sich einspringende Furchen (His), die den Saccus sowohl vom Atrium als vom Parietalhöhlenboden abschnüren.

Die beiden Recessus pariet. ventr., die jetzt sicher caudalwärts blind geschlossen sind und also Bursae pariet. im His'schen Sinne sind, haben sich gleichzeitig mit dem Verschmelzen der beiden Septa transv. vereinigt und sind in die Parietalhöhle eingezogen worden, deren ventro-caudalen Theil (ventralwärts vom vorspringenden Saccus reun.) sie bilden. Die erwähnte Höhle ist also jetzt (im neuntägigen Embryo) caudalwärts geschlossen in dem Theile, der ventralwärts vom Saccus reun. liegt; dorsalwärts von demselben communicirt sie noch durch die beiden Recessus pariet. dors. mit den beiderseitigen Rumpf- oder Bauchhöhlen. Die beiden letztgenannten Recessus werden durch das vom Vorderdarm zum Herzatrium und zum Saccus reun. gehende Mesocardium dorsale von einander getrennt; sie fangen schon in diesem Stadium an, ein wenig von der lateralen Seite her eingeengt zu werden dadurch, dass der Ductus Cuvieri, der früher ganz in der lateralen Parietalhöhlenwand eingeschlossen lag, jetzt mit seinem ventralen Theile etwas gegen die Lichtung dieser Höhle vorspringt (vgl. His, *Anatomie menschlicher Embryonen*, III).

In Fig. 4 habe ich versucht, ein nach der Born'schen Methode verfertigtes Wachsmodell eines Embryo von diesem Stadium wiederzugeben: durch einen Quer-(Horizontal-)Schnitt ist die Parietalhöhle mit dem darin liegenden Herzatrium geöffnet; man blickt von cranialwärts her in diese beiden Hohlräume hinein. Die Parietalhöhle zeigt sich als eine sehr geräumige Höhle, was namentlich in der Vorwölbung der Ventralwand begründet ist. Diese Ventralwand besteht noch, wie im vorhergehenden Stadium, aus splanchnischem Mesoderm und Entoderm; am Proamnionrande

Digitized by Google

x_3 vereinigt sich das Mesoderm mit dem somatischen Mesoderm der Dorsal- und Lateralflächen, während das Entoderm in Verbindung mit dem Ectoderm der genannten Flächen das Proamnion (*pr*, im Modelle an der Wurzel abgeschnitten) bildet, das sich ebenso wie früher verhält (vgl. Figg. 2 und 3). Der Hohlraum des Atrium (*at*) geht caudalwärts ohne sichtbare Abgrenzung in das Lumen des Saccus reun. (*s r*) über, in welchen die verschiedenen Venen münden. Man sieht, dass die beiden Ductus Cuvieri (*d C*) mit ihren ventralen Enden etwas gegen die Parietalhöhle und die Recessus pariet. dors. (*r p d*) vorspringen und so die letzteren schon ein wenig einengen. Ventralwärts vom Saccus reun. und von dem Ductus Cuvieri ist die Parietalhöhle blind geschlossen nach caudalwärts (die vereinigten Bursae pariet.); dorsalwärts ist sie noch durch die beiden Recess. pariet. dors. (*r p d*) mit den Bauchhöhlen in Communication.

Der Parietalhöhlenboden von diesem Stadium, sowohl der Theil desselben, der frei in die Höhle hineinsieht, als der Theil, der als Unterlage für den Saccus reun. dient, ist nun die erste Anlage des Zwerchfelles (mit einem Theile des Leberstromas) oder das primäre Zwerchfell. Denn dieser Parietalhöhlenboden ist jetzt nicht mehr, wie in den vorhergehenden Stadien, ein Gebilde, das immer weiter caudalwärts rückt, von jetzt an bleibt er auf seinem Platze stehen. Die Ursache dieser Stabilität liegt in dem Hervorwachsen des Leberganges; dieser zeigt sich in diesem Stadium als eine kleine Ausbuchtung der ventralen Darmwand da, wo diese in die Ventralwand der Parietalhöhle umbiegt in dem Bogen der vorderen Darmpforte oder in dem Boden der Parietalhöhle gerade unterhalb des Sacc. reun. (caudalwärts davon). Bald fängt er an, sich zu verzweigen und breitet sich dann mit seinen Verzweigungen im Parietalhöhlenboden aus (man vergleiche das später zu beschreibende Modell eines zehntägigen Embryo, Fig. 5, wo das primäre Zwerchfell mit *d p* und der Lebergang mit *d h* bezeichnet ist, während die übrigen Bezeichnungen dieselben sind, wie in den vorhergehenden Abbildungen). Um den ganzen Vorgang bei der Bildung des primären Diaphragma etwas klarer zu machen, gebe ich folgende schematische Darstellung:

Der sich schliessende Vorderdarm muss natürlich Anfangs ein Ventralgekröse besitzen oder ein Gekröse, das den Darm nebst dem Herzen mit der ventralen Rumpfwand verbindet (man vergleiche z. B. Fig. 3 mit Fig. 2); dieses schwindet aber sehr bald, so dass man in jedem einzelnen Stadium nur ein solches trifft gerade am Uebergange des geschlossenen Darmes in den offenen (so in Fig. 2). Dieses Gekröse ist selbstverständlich identisch mit dem „Boden“ der Parietalhöhle oder dem „Bogen“ der vorderen Darmpforte; es rückt beständig weiter und weiter caudalwärts, indem es von seinem cranialen Rande (oder Fläche) schwindet, während es von dem

Digitized by Google

caudalen neu gebildet wird; dieser Vorgang ist dann derselbe, wie das Caudalwärtsrücken des Parietalhöhlenbodens. Wenn nun aber dieser Boden so weit nach caudalwärts gerückt ist, dass er sich in gleichem Niveau mit dem caudalen Ende des Proamnion befindet (vgl. Fig. 1), dann macht er Halt, oder das Ventralgekröse des Darmes bleibt auf dieser Stelle bestehen, und in dasselbe dringt von caudalwärts her der hervorwachsende Lebergang hinein; von jetzt an vergrössert sich die Parietalhöhle nicht mehr in caudaler Richtung. Das bleibende Ventralgekröse liegt aber auch in gleichem Niveau mit dem caudalen Ende des Septum transv. und begrenzt in Verbindung mit diesem und der Rumpfwand jederseits die caudale Oeffnung des Recessus pariet. ventr., die aber schon von vorn herein sehr eng war und sich jedenfalls frühzeitig schliesst. Die Parietalhöhle hat also jetzt einen bleibenden Boden, gebildet von dem bleibenden Stück des Ventralgekröses des Darmes (und des Herzens) in Verbindung mit der caudalen Partie des Septum transv.; dieser Boden ist das primäre Diaphragma, worin sich der Lebergang ausbreitet. Aber nur in ihrem ventralen Abschnitte ist die Parietalhöhle caudalwärts geschlossen; dorsalwärts vom Septum transv. führt noch jederseits der Recessus pariet. dors. in die Bauchhöhle hinunter. Caudalwärts vom primären Diaphragma schliesst sich der Darm wieder in gewöhnlicher Weise so, dass das ventrale Gekröse gleich nach seiner Bildung wieder verschwindet. So muss nothwendiger Weise ein Stück des Darmes beständig in Verbindung mit der ventralen Rumpfwand bleiben mit Hülfe des primären Diaphragma; dieses Stück ist der Magen und der craniale Theil des Duodenum bis zu der Stelle, wo der Lebergang von diesem abgeht (man vergleiche Hertwig, a. a. O. S. 241 u. folg.).

His fasst unter dem Namen „Septum transversum oder primäres Diaphragma“ die ganze Scheidewandsmasse zusammen, die sich in dem eben gschilderten Stadium in der Leibeshöhle vorfindet. Ich dagegen habe im Vorhergehenden versucht, diese beiden Bezeichnungen auseinander zu halten, indem ich mit „Septum transversum“ die frontal gestellte Scheidewand bezeichne, die sich ursprünglich im Ductus comm. bildet, und mit „primäres Diaphragma“ die horizontal gestellte, die wesentlich durch das Bestehenbleiben des erwähnten Ventralgekröses entsteht. Das Septum transversum ist, wie schon gesagt und wie es im Folgenden näher erwähnt werden wird, die erste Anlage der Scheidewand zwischen Pleural- und Pericardialhöhle, während aus dem primären Diaphragma das endliche Diaphragma nebst einem Theile des Leberstromas entsteht; die beiden Scheidewände sind indessen schon von Anfang an mit einander verbunden, indem der caudale Rand des Septum transversum auf der cranialen Fläche des primären Diaphragma an dessen dorsalem Rande ruht.

In diesem Stadium ist also der ganze ventrale Theil der Scheidewand

Digitized by Google

zwischen Brust- und Bauchhöhle gebildet; die Schliessung der beiden noch restirenden Recessus pariet. dors. tritt erst in einer viel späteren Periode ein. Mittlerweile entwickelt sich die Leber in und caudalwärts von dem primären Diaphragma zu einem mächtigen Organe; diesen Vorgang werde ich im Folgenden beschreiben.

Die Vena omph.-mes. liegt von vorn herein in der Ventralwand der Leibeshöhle (vgl. Fig. 1), gehört also dem (splanchnischen) Mesodermblatte, das in der Bildung der Darmwand Theil nimmt. Sie liegt daher selbstverständlich beim Durchtritte durch den Hautnabel in der Wand des Darmnabels. Anfangs liegt die ganze Embryonalanlage in der Ebene der Keimscheibe, und die Vene liegt also auch in ihrem ganzen Verlaufe in derselben Ebene (Fig. 1); beim neuntägigen Embryo aber ist, wie im Obigen erwähnt, der Körper des Embryo in cranio-caudaler Richtung ungefähr rechtwinkelig gebogen worden, so dass der craniale Theil desselben, der Kopf, rechtwinkelig auf der Ebene der Keimscheibe steht, während der caudale Theil noch wie früher in dieser Ebene liegt (vgl. v. Beneden und Julin a. a. O.). Hierdurch wird selbstverständlich auch die Vene gleich nach ihrem Eintritt in den Nabel eine rechtwinkelige Knickung machen müssen, und die Knickungsstelle liegt gerade caudalwärts von der Stelle, wo die Vene in Verbindung mit der Rumpfwand tritt oder, was dasselbe ist, wo sie in das Septum transversum oder den Saccus reun. hineintritt. Schon bei einem neuntägigen Embryo springt die Convexität der Knickungsstelle stark dorsalwärts vor, noch mehr ist dies bei einem zehntägigen Embryo der Fall. Dies zeigt sich deutlich in Fig. 5. Dieses Modell giebt den caudalen Theil der Parietalhöhle und den cranialen Theil der Bauchhöhle wieder nebst dem Saccus reun. und dem primären Diaphragma; das abgebildete Stück des Embryonalkörpers ist cranial- und caudalwärts von Horizontalschnitten begrenzt, der Rücken des Embryo liegt rechts vom Beschauer. Die beiden erwähnten Höhlen sind dadurch geöffnet, dass ihre linke Lateralwand (oder die linke Rumpfwand) mit Hülfe eines Sagittalschnittes weggeschafft ist; man sieht also von der linken Seite her in die Höhlen hinein. Die Vena omph.-mes. (*v o m*) läuft in sagittaler Richtung in der Lateralwand des (offenen Theiles des) Darmes (oder in der Wand des Darmnabels); nachkurzem Verlaufe von ventral- nach dorsalwärts biegt sie rechtwinkelig um und tritt in den Saccus reun. (*s r*) ein. Dieser Saccus ist ebenfalls durch den Sagittalschnitt an seinem lateralen (linken) Ende geöffnet worden, so dass man in seine Lichtung von der linken Seite her hineinsieht; ausser der Einmündung der Vena omph.-mes. sieht man auch diejenige des Ductus Cuvieri (*d C*, dieser ist in seinem ganzen Verlaufe durch den Schnitt geöffnet), während die Vena umbilicalis

Digitized by Google

ganz und gar in der abgeschnittenen, nicht abgebildeten Lateralwand des Rumpfes liegt. Dorsalwärts vom Saccus reun. verbindet der Recessus pariet. dors. die Parietalhöhle mit der Bauchhöhle; er ist nicht durch den Sagittalschnitt geöffnet worden, sein Verlauf ist aber durch einen eingeführten Pfeil bezeichnet (*r p d*). Die punctirten Linien bezeichnen den dorsalen und den ventralen Rand des Darmes; von dem letzteren Rande erhebt sich, gerade caudalwärts vom Saccus reun., der Lebergang *d h*. *Dp* ist das primäre Diaphragma, dessen ventraler Theil frei in die Parietalhöhle hineinschaut, während auf dem dorsalen Theile der Saccus reun. ruht.

Die dorsalwärts vorspringende Knickungsstelle der Vena omph.-mes. hat Bedeutung für die Entwickelung der Form der Leber (vgl. His, *Anatomie menschlicher Embryonen* III, S. 204). Der Lebergang breitet sich nämlich mit seinen Verzweigungen nicht nur im primären Diaphragma aus, sondern auch, von hier ausgehend, in der Wand des Venenstückes, das gerade caudalwärts von diesem liegt (vgl. Fig. 5). Dadurch wird auf jeder Seite des Darmes ein dorso-lateraler Leberlappen gebildet, der mit einer mehr oder weniger scharfen Kante in die Bauchhöhle vorspringt gerade caudalwärts von der Ausmündung des Recessus pariet. dors. in diese. Cranialwärts gehen diese beiden Lappen in einen mittleren ventralen Lappen über, der aus der Ausbreitung der Lebergangsverzweigungen im primären Diaphragma hervorgeht.

Gehen wir jetzt zu einem 12 tägigen Kaninchenembryo über, so sehen wir, dass das primäre Diaphragma mit dem darin liegenden mittleren Leberlappen eine dicke Platte geworden ist, deren ventraler und laterale Ränder mit der Rumpfwand verbunden sind, während der dorsale Rand jederseits die ventrale Begrenzung des Recess. pariet. dors. an dessen Ausmündung in die Bauchhöhle bildet und in der Mitte mit dem ventralen Umfange des Darmes zusammenhängt. Die Platte ist am dicksten gegen den ventralen Rand hin, und der Zusammenhang mit der ventralen Rumpfwand hat also eine ziemlich grosse Ausstreckung in cranio-caudaler Richtung. Auf der cranialen Fläche der Platte ruht an ihrem dorsalen Rande der Saccus reun., der jetzt deutlicher abgegrenzt ist sowohl von der Platte (oder dem primären Diaphragma) als vom Atrium des Herzens. Die caudale Fläche der Platte ist in der Mittellinie mit dem Ventralrande des Darmes verbunden bis zu der Stelle, wo der Lebergang von diesem abgeht; caudalwärts von dieser Stelle ist der Ventralumfang des Darmes frei, oder das Ventralgekröse ist verschwunden. Auf beiden Seiten setzt die Caudalfläche der Platte sich in die beiden dorsolateralen Leberlappen fort, deren mediale Flächen zum Theil mit der Darmwand verbunden sind, und deren dorsale Kanten wie erwähnt in die Bauchhöhle hervorragen, gerade caudalwärts von den Recessus pariet. dorsales. Die Platte oder das primäre Diaphragma steht nicht mehr wie

Digitized by Google

früher ganz horizontal, sondern schief, in der Weise, dass ihre craniale Fläche zugleich in ventraler Richtung zeigt.

In dem eben erwähnten Stadium sind die von His (in *Anatomie menschlicher Embryonen.* III. S. 200 bis 210) beschriebenen Veränderungen im Laufe der grossen Venen theilweise schon eingetreten. Bekanntlich mündeten in den früheren Stadien die beiden Venae umbilicales in den lateralen Enden des Saccus reun. und traten also in diesen hinein cranialwärts von der cranialen Fläche des primären Diaphragma. Nach und nach ist die rechte Vene fast ganz verschwunden, und die einzig übrigbleibende linke hat in ihrem cranialen Theile den Lauf verändert, indem das Stück, das zwischen dem Nabel und dem linken Ende des Sacc. reun. lag, obliterirt ist, während sich ein neuer Stamm gebildet hat, der vom Rande des Hautnabels aus in dorsaler und cranialer Richtung durch den mittleren Leberlappen zieht und in ein ebenfalls neugebildetes Gefäss mündet, welches zugleich das Blut der vereinigten Venae omph.-mes. (oder der Vena porta) und der Lebervenen in den Saccus reun. führt (Vena ascend. s. Aranzii, His). Die beiden Venae omph.-mes. lagen früher ohne Verbindung auf jeder Seite des Darmes (Fig. 5), jetzt sind Anastomosen zwischen ihnen gebildet worden. Von diesen ist namentlich eine von Bedeutung, nämlich diejenige, welche die beiden Gefässe an ihren Knickungsstellen mit einander verbindet, und die dorsalwärts um den Darm geht. Die Stelle, wo diese Anastomose den dorsalen Umfang des Darmes umfasst, entspricht derjenigen, wo der Lebergang von seinem ventralen Umfange abgeht; zugleich ist diese Stelle dadurch ausgezeichnet, dass das dorsale Darmgekröse hier beständig kurz bleibt, während es sich sowohl cranial- als caudalwärts von derselben bedeutend verlängert.[1] Indem später die linke Vena omph.-mes. cranialwärts von der Anastomose verschwindet und die rechte caudalwärts davon, muss die aus den restirenden Theilen der beiden Venen gebildete Vena porta gleich nach dem Eintritte durch den Nabel auf der linken Seite des Darmes liegen, um sich dann um den dorsalen Umfang desselben zu schlingen und darauf in den rechten dorso-lateralen Leberlappen einzutreten. So erklärt es sich also, dass die Vena porta auch später dorsalwärts um den Pars horizontalis superior duodeni geht, um in das Ligamentum hepatico-duodenale einzutreten.

---

[1] Beim Menschen hat nach Toldt (Bau und Wachsthumsveränderungen der Gekröse des menschlichen Darmcanales. *Denkschriften der Wiener Akademie.* 1879) die ganze Darmstrecke, die zwischen der Cardia und der Flexura duodeno-jejun. liegt, ein langes Gekröse. Beim Kaninchen ist sicherlich diese Strecke dadurch in zwei getheilt, dass das Gekröse an der oben erwähnten Stelle beständig kurz bleibt, während es sich sowohl cranial- als caudalwärts davon stark verlängert.


Digitized by Google

Schon bei dem erwähnten 12tägigen Embryo sieht man deutlich (an Sagittal- und Frontalschnitten) auf der Cranialfläche des primären Diaphr. eine continuirliche Mesodermlage, welche die Verzweigungen des Leberganges gegen die Parietalhöhle deckt. Dies ist die erste Anlage des ventralen Theiles des endlichen Diaphragma; aber noch ist das ganze primäre Diaphragma in seiner ganzen Dicke mit der Rumpfwand verbunden. In der folgenden Zeit löst sich nun dieses primäre Diaphragma von der Rumpfwand ab, und nur das die craniale Fläche desselben überziehende endliche Diaphragma bleibt in Verbindung mit derselben. Doch bleibt noch eine andere Verbindung des primären Diaphragma mit der Rumpfwand bestehen; indem nämlich der dicke Ventralrand sich von der ventralen Rumpfwand ablöst, bleibt eine sagittale Platte in der Mittellinie bestehen, die ventralwärts mit der ventralen Bauchwand verbunden ist auf der Strecke von der ventralen Insertion des endlichen Diaphragma bis zum Nabel, dorsalwärts mit der Ventralfläche des mittleren Leberlappens (oder des primären Diaphragma) und cranialwärts mit der caudalen Fläche des endlichen Diaphragma zusammenhängt, während sie einen freien caudalen Rand besitzt, in welchem das oben erwähnte neugebildete Stück der Vena umbil. eingeschlossen liegt auf ihrem Wege vom Nabel zum mittleren Leberlappen. Diese sagittale Platte ist selbstverständlich die erste Anlage des Ligamentum suspensorium hepatis. Anfangs ist sie aber noch ziemlich dick von Seite zu Seite und hat nur eine ganz minimale Ausstreckung von ventral- nach dorsalwärts, indem die Spalte zwischen ventraler Bauchwand und Ventralfläche des mittleren Leberlappens ganz eng ist.

Die eben beschriebenen Verhältnisse sind bei einem 15tägigen Kaninchenembryo ($10^1/_2$ mm Länge) leicht zu constatiren, und sind an den Querschnitts-Figuren 6, 7, 8, 9 von einem solchen Embryo sehr deutlich. Der ventrale Theil der Parietalhöhle, der jetzt (siehe unten) von dem dorsalen Theile besser als früher abgesondert ist und die Pericardialhöhle darstellt, ist caudalwärts von der, den mittleren Leberlappen überziehenden, Mesodermplatte oder dem ventralen Theile des endlichen Diaphragma (ventralem Diaphragma Uskow) begrenzt. Diese Platte steht, wie ja auch im vorigen Stadium die Cranialfläche des primären Diaphragma, schief in der Richtung von caudal- und ventralwärts nach cranial- und dorsalwärts; von ihrer caudalen Fläche hängt der mittlere Leberlappen hinab, dessen Ventral- und Lateralflächen überall frei sind, durch eine enge Spalte von der Rumpfwand geschieden; nur in der Mittellinie ist die Ventralfläche durch das Ligament. susp. hepatis mit der ventralen Rumpfwand verbunden. Die Caudal- und Dorsalfläche des mittleren Leberlappens gehen continuirlich in die beiden dorso-lateralen Lappen über, welche den Darm von beiden Seiten umfassen; durch sie bekommt die Caudalfläche der ganzen Leber eine ziemlich tiefe

Digitized by Google

Rinne, in deren Boden die Ventralkante des Magens und des Duodenum festgeheftet ist bis zu der Stelle, wo der Lebergang von dem letzteren Darmabschnitte abgeht. In den Figuren bedeutet *d* die ventrale Diaphragma-Anlage; in Fig. 6, dem cranialsten der vier Schnitte, sind gerade die beiden cranialsten Partien des mittleren Leberlappens (*h v*) jederseits getroffen, während die Diaphragma-Anlage (*d*) in grösserer Ausdehnung auf der Cranialfläche desselben getroffen ist; *c p* ist die Pericardialhöhle, in welcher die Spitze des Herzens liegt; in Fig. 7, einem mehr caudalwärts liegenden Schnitte, ist diese Höhle wegen der schiefen Stellung der Diaphragma-Anlage natürlich enger; hier ist der mittlere Leberlappen (*h v*) in bedeutender Ausdehnung getroffen und dorsalwärts auch die beiden damit innig verbunden dorso-lateralen Lappen (*h d d* und *h d s*). Der Schnitt Fig. 8 hat nicht mehr die Pericardialhöhle geöffnet, sondern geht caudalwärts von dieser durch das noch sehr breite Lig. susp. hepatis (*l s h*), ebenso wie in Fig. 9, wo die Vena umbilicalis (*v u*) in diesem Ligamente getroffen ist. In diesem letzteren Schnitte sind die freien caudalen Spitzen der beiden dorso-lateralen Leberlappen (*h d d* und *h d s*) durchgeschnitten, so dass sie nicht mehr mit dem mittleren Lappen (*h v*) zusammenhängen (über die in den Figg. 8 und 9 sichtbare Verbindung zwischen dem rechten dorso-lateralen Leberlappen und der dorsalen Bauchwand siehe unten).

Ich habe oben erwähnt, dass die ventrale Abtheilung der Parietalhöhle beim 15 tägigen Embryo deutlicher als im vorigen Stadium von der dorsalen geschieden ist, und dass so die Pericardialhöhle angefangen hat, sich von den beiden Recess. pariet. dorsales oder den Pleuralhöhlen zu scheiden. Das scheidende Moment ist die Membrana pleuro-pericardiaca, die schon von F. T. Schmidt[1] erwähnt und später von His und Uskow genauer beschrieben ist. Diese Membran ist eine directe Fortsetzung der erwähnten Diaphragmaplatte an ihrem dorsalen Rande, und ist durch das Hervordringen der beiden Duct. Cuvieri gegen das Innere der Parietalhöhle entstanden. Schon bei dem in Fig. 4 abgebildeten 9 tägigen Embryo springen die ventralen, in den Sacc. reun. übergehenden Enden der beiden Duct. Cuvieri etwas gegen die Lichtung der Höhle ein und verengen so den cranialen Zugang der beiden Recess. pariet. dors.. Indem sie sich aber immer mehr hervordrängen, kommen sie, beide zusammengenommen in Verbindung mit den lateralen Enden des Saccus reuniens, in dem freien concaven Rande einer sichelförmigen Falte zu liegen (His), deren Concavität nach cranialwärts sieht, und die an den lateralen Rumpfwänden und dem dorsalen Rande des primären Diaphragma (oder dem dorsalen Rande des ventralen

---

[1] Bidrag til Kundskaben om Hjärtets Udviklingshistorie. *Nordisk medicinsk Arkiv.* II.


Digitized by Google

Theiles des endlichen Diaphragma) angewachsen ist. Indem der Vorsprung der beiden Duct. Cuvieri immer mehr ausgesprochen wird, oder indem die Falte immer grösser wird, wird der Zugang der beiden Recess. pariet. dors. von der Parietalhöhle her immer enger, bis er sich zuletzt ganz schliesst, wodurch die Pericardialhöhle von den beiden Pleuralhöhlen abgeschlossen wird (vergl. His und Uskow). Die caudale Oeffnung der Recess. pariet. dors. schliesst sich erst später; den hierbei stattfindenden Vorgang werde ich in Verbindung mit der Bildung des dorsalen Theiles des endlichen Diaphragma in dem letzten Abschnitte erwähnen.

Bevor ich indessen weiter gehe, werde ich ein besonderes Verhältniss an der Bildung der definitiven Parietalhöhlenwand erwähnen, wie ich auch eine Bemerkung über die muthmaassliche Bedeutung der von vielen Autoren besprochenen Zotten in dieser Region machen werde.

Noch bei dem in Fig. 4 abgebildeten 9 tägigen Kaninchenembryo besitzt die Parietalhöhle nur eine provisorische Ventralwand, denn sie besteht noch aus Mesoderm und Entoderm und hat noch keinen Ueberzug von Ectoderm. Diejenige Mesodermplatte, die einen Bestandtheil dieser provisorischen Wand bildet, wird als „splanchnisches" Mesoderm betrachtet; am Rande x_3 (Figg. 2, 3 und 4) vereinigt sich diese Platte mit der von Ectoderm überzogenen „somatischen" Platte. Die Bildung der definitiven Ventralwand der Parietalhöhle geschieht nun nicht so, dass die beiderseitigen Ränder x_3 sich gegen einander neigen und sich mit einander vereinigen, sondern so, dass die an x_3 liegende Ectodermfalte (Uebergangsfalte des Ectoderms von der lateralen Rumpfwand auf das Proamnion) gegen die Mittellinie hervorwächst, indem sie zwischen der splanchnischen Mesodermplatte und dem Entoderm der ventralen Parietalhöhlenwand vordringt, bis sie mit der von der anderen Seite kommenden Falte vereinigt wird. So wird das Entoderm der provisorischen Parietalhöhlenwand von der definitiven ausgeschlossen, und die letztere bekommt einen Ectodermüberzug. Das Entoderm wird in das Proamnion eingezogen, welches eine grössere Ausdehnung bekommt und von der Verbindung mit der Parietalhöhlenwand gelöst wird; von nun an steht es nur in der Umgebung des Nabels mit dem Embryonalkörper in Verbindung. Aber die „splanchnische" Platte, die an der Bildung der provisorischen Wand Theil nahm, bleibt auch als Bestandtheil der definitiven. Dass dies so ist, sieht man aus dem Verhalten des Proamnion an späteren Stadien: an Querschnitten des Kopftheiles des Embryo liegt das Proamnion ganz frei um diesen herum als eine allenthalben zweiblätterige Membran. Wäre die splanchnische Platte aber aus dem Körper ausgeschlossen worden, so müsste sie sich innerhalb

Digitized by Google

des Proamnion finden, und dieses müsste die hufeisenförmige Gestalt behalten haben, die es in Fig. 1 besitzt. Die hier erwähnten Verhältnisse sind, so viel ich weiss, nur von His in *Mittheilungen zur Embryologie* u. s. w. berührt worden; andere Verfasser haben sich nicht darüber ausgesprochen.

Caudalwärts vom primären Diaphragma schliesst sich dagegen die Rumpfwand so, dass nur die somatische Mesodermplatte, welche ursprünglich die dorsale und laterale Wand der Rumpfhöhle bildet, auch in die Bildung der Ventralwand eingeht, während die splanchnische Platte ganz aus dieser ausgeschlossen wird. Dies steht damit in Verbindung, dass die Rumpf- oder Bauchhöhle nicht, wie die Parietalhöhle, an der lateralen Grenze der Embryonalanlage geschlossen ist (siehe oben). Hiermit folgt dann in der Gegend caudalwärts vom primären Diaphragma nothwendiger Weise eine ventrale Zusammenbiegung des Embryo von der einen Seite zur anderen (wie schon oben erwähnt worden ist), während eine solche im cranialen Theile nicht stattfindet. Der Uebergang von der zusammengebogenen zur nicht zusammengebogenen Region kann natürlich kein plötzlicher sein, und so muss sich die Zusammenbiegung auch im caudalen Abschnitte der Parietalhöhlenregion, nach cranialwärts allmählich abnehmend, zeigen, und muss hier Anlass geben zur Bildung von Falten an der ventralen Wand der Höhle. Weil die Zusammenbiegung des caudalen Theiles des Embryo früher eintritt als die Bildung der definitiven Parietalhöhlenwand, müssen auch die erwähnten Falten sich an der provisorischen Ventralwand zeigen; es ist leicht einzusehen, dass sie auch den Boden der Parietalhöhle und zum Theil auch die ventrale Fläche des Saccus reun. einnehmen müssen. Als solche Falten wären dann, scheint mir, ganz natürlich die von vielen Autoren (Remak, Kölliker, His u. Anderen) beschriebenen Villi aufzufassen. Hierfür spricht erstens, dass sie erst auftreten, wenn das primäre Diaphragma gebildet ist, und wenn die Zusammenbiegung caudalwärts von demselben angefangen hat, und zweitens ihr Aussehen an Schnitten und Modellen. Sie finden sich nämlich nur im caudalen Theile der Parietalhöhle und zeigen sich hier, wie es aus dem in Fig. 10 abgebildeten Querschnitte eines 10 tägigen Embryo und aus der Modellabbildung Fig. 5 (von einem Embryo desselben Alters) ersichtlich ist, theils als entodermale Villi auf der Ventralfläche der ventralen Parietalhöhlenwand, sich nach caudalwärts in den Bogen der vorderen Darmpforte hinab fortsetzend, theils als mesodermale, welche auf der Dorsalfläche derselben Ventralwand der Parietalhöhle liegen und sich von hier aus längs des Bodens der Höhle fortsetzen und eine Strecke weit auf der Ventralfläche des Saccus reun. oder des Sept. transv. hinaufreichen. Die entodermalen Villi werden von Kölliker „Dottergangszotten" genannt; die mesodermalen tragen in Verbindung mit dem Boden der Parietalhöhle den

Digitized by Google

Namen „Leberwulst“; in diesen wächst der Lebergang hinein, und von ihm wird das Stroma der Leber gebildet. Auch His, welcher von „äusseren“ und „inneren“ Villi spricht, giebt an, dass ein Theil sowohl der äusseren oder entodermalen als der inneren oder mesodermalen zur Bildung der Leber beiträgt; dieses ist natürlich wohl möglich, doch glaube ich, dass wenigstens ein grosser Theil der erwähnten Villi ganz vorübergehende Bildungen sind, die bald verschwinden.

II. Die Bildung des Recessus superior sacci omenti.

Bekanntlich entsteht die erste Anlage der Lungen — ungefähr gleichzeitig mit dem Erscheinen des Leberganges — dadurch, dass die unpaare Trachea-Anlage an ihrem caudalen Ende jederseits einen Epithelrohrast aussendet. Aber schon vor dem Erscheinen dieser beiden Aeste bildet sich die erste Anlage des Mesodermbestandtheiles der Lungen, indem auf jeder Seite des Vorderdarmes in dem Bereiche des Recessus pariet. dors. eine kleine Mesodermverdickung entsteht, die sich allmählich vergrössert und sich zu einer flügelartigen, frontal gestellten, in dorso-ventraler Richtung comprimirten und mit freiem lateralen Rande versehenen Falte gestaltet, deren grösste Breite (in medio-lateraler Richtung) ungefähr in der Mitte des Recessus pariet. dors. liegt, und die nach cranial- und caudalwärts allmählich verstreicht. Ich nenne diese beiden Falten „Lungenflügel, Alae pulmonales“. Schon bei Kaninchenembryonen von 9 Tagen sieht man die ersten Andeutungen derselben, und bei Embryonen von 10 Tagen sind sie sehr deutlich, so in Fig. 10, die einen Querschnitt eines solchen Embryo etwas cranialwärts vom caudalsten Punkte des Parietalhöhlenbodens darstellt. In dieser Figur ist der rechte Lungenflügel (der Schnitt ist von der cranialen Fläche gesehen) mit *a p* bezeichnet; *r p d* ist der linke Recessus pariet. dors. Der linke Lungenflügel, welcher in der Figur keine Bezeichnung hat, ist bedeutend kleiner als der rechte in mediolateraler Ausstreckung, wie aus der Figur ersichtlich, und folgt man der Schnittserie nach caudalwärts, sieht man, dass er auch in cranio-caudaler Richtung kleinere Dimensionen besitzt, denn er hört auf (es zeigt sich auf dem Querschnitte eine vorspringende Falte nicht mehr) am Auslaufe des Recessus pariet. dors. in die Bauchhöhle, während der rechte Lungenflügel sich noch eine Strecke weit in die Bauchhöhle hinab fortsetzt. Hier entspringt er aber nicht mehr von der Lateralfläche des Vorderdarmes (wie in Fig. 10), sondern von der Ecke zwischen dem Darmgekröse und der dorsalen Bauchwand; während er also im Recessus pariet. dors. eine frontal gestellte Falte mit lateralem freiem Rande darstellt, ist er weiter caudalwärts

Digitized by Google

zu einer sagittal gestellten Falte mit ventralem freien Rande geworden. Diese caudale Fortsetzung des eigentlichen (rechten) Lungenflügels nenne ich wegen ihrer späteren Verhältnisse „die Vena-cava-Falte, Plica venae cavae; sie ist sehr deutlich in dem Querschnitte Fig. 13 (*p v c*), der zwar von einem etwas älteren Embryo stammt. (Man vergleiche auch mehrere Abbildungen in His, *Anatomie menschlicher Embryonen*, und Fig. 4 in His, Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo, *dies Archiv* 1887, Taf. VII, ebenso wie Figg. 10 bis 12 in Uskow, *Ueber die Entwickelung des Zwerchfells* u. s. w.) Nach caudalwärts verliert sich die Vena-cava-Falte ganz allmählich.

Bei Kaninchenembryonen von 11 Tagen hat sich das Aussehen der beiden Lungenflügel etwas verändert, was namentlich für den rechten gilt, und der Unterschied in der Entwickelung beider ist deutlicher hervorgetreten. Erstens hat das Epithelrohr der Trachea-Anlage seine beiden Aeste ausgesendet, und diese sind in die betreffenden Lungenflügel hineingewachsen (Fig. 11 *p*). Ferner ist eine sagittale Falte mit dorsalem freiem Rande von der Dorsalfläche des Saccus reun. und dem Dorsalrande des primären Diaphragma hervorgewachsen; die Ursprungslinie dieser Falte steht so, dass sie sich nach cranialwärts mehr und mehr dem Ventralgekröse des Darmes (dem Mesocardium dorsale) nähert und zuletzt damit verschmilzt. Indem nun der Anfangs freie Rand der Falte, von cranialwärts an beginnend, mit der Ventralfläche des Lungenflügels verwächst, muss sich jederseits ein enger, nach cranialwärts blind geschlossener Canal bilden, der vom Lungenflügel, vom Saccus reun., vom Ventralgekröse des Darmes und von der Falte begrenzt ist. Die erwähnte Falte sieht man schon beim 10 tägigen Embryo in ihrem ersten Entstehen, so in Fig. 10 auf der rechten Seite (links vom Beschauer); sie ist hier nicht mit einem Buchstaben bezeichnet, springt aber deutlich in das Lumen des Recessus pariet. dors. hervor, ventralwärts von *a p*. In dem in Fig. 11 abgebildeten Querschnitte eines 11 tägigen Embryo zeigt sich rechts diese Falte mit dem Lungenflügel (*a p*) verwachsen, so dass man hier einen Schnitt durch den Blindcanal bekommt (*r s*); der Lungenflügel enthält hier den Schnitt des rechten Epithelrohrastes (*p*); links dagegen geht der Schnitt ein wenig mehr caudalwärts (weil er in einer schiefen Ebene liegt): es ist kein Epithelrohr im Lungenflügel, und der Rand der Falte ist nicht mit diesem verschmolzen, so dass sich hier auch kein Blindcanal zeigt. In dem cranialwärts folgenden Schnitte der Serie dagegen waren die Verhältnisse auf der linken Seite wie auf der rechten, und wenige Schnitte mehr cranialwärts haben sich dann die beiden Canäle blind geschlossen (oder die mehrerwähnte Falte ist jederseits mit dem Ventralgekröse des Darms verschmolzen.)

Digitized by Google

Schon bei dem in den Figg. 11, 12 und 13 abgebildeten 11 tägigen Embryo ist nun der linke Blindcanal viel kürzer in craniocaudaler Richtung als der rechte, und er schwindet bald ganz (wohl durch Obliteration seines Lumens), denn auf Schnittserien älterer Embryonen sucht man ihn vergebens. Der rechte Canal dagegen hat in diesem Stadium schon eine ziemlich starke Ausdehnung gewonnen, er hat sich nämlich in der Richtung nach caudalwärts verlängert dadurch, dass erstens sowohl die Vena-cava-Falte als auch die oben erwähnte kleine von der Dorsalfläche des Sacc. reun. und des primären Diaphragma ausgehende Falte sich weiter caudalwärts fortgesetzt hat — wodurch die letztere nach und nach auf die Dorsalfläche der rechten vorspringenden Vena omph.-mes. oder des rechten dorso-lateralen Leberlappens übergetreten ist — und dass zweitens der freie Rand dieser letzten Falte immer weiter nach caudalwärts mit dem Lungenflügel und dessen Fortsetzung, der Vena-cava-Falte, verwachsen ist. Das craniale, blind geschlossene Ende des rechten Blindcanales liegt in dem erwähnten Stadium etwas cranialwärts vom caudalen Ende des rechten Lungen-Epithelrohrastes (Fig. 11, hier ist sowohl dieser Ast, *p*, als auch der Canal, *r s*, getroffen); das caudale Ende findet sich in der Bauchhöhle da, wo die Verwachsung zwischen Vena-cava-Falte und Vena omph.-mes. ihr Ende erreicht; dieser caudale Eingang in den rechten Blindcanal, welchen ich von nun an nach dem Beispiel von His „Recessus superior sacci omenti" (*r s*) nenne, ist das Foramen Winslovii. Der Schnitt Fig. 12 fällt noch in das Gebiet des Recessus sup. sacc. om.; die Fig. 13 geht gerade caudalwärts von seinem caudalen Ende, durch das Foramen Winsl. (*f W*) zwischen dem freien Theile der Vena-cava-Falte (*p v c*) und der Vena omph.-mes. (*v o m*). Selbstverständlich hat das Foramen Winsl. in diesem Stadium noch keine bestimmte caudale Begrenzung; die craniale Begrenzung wird gebildet durch den caudalen Rand der Verwachsungslamelle zwischen *p v c* und *v o m*.

Die hier erwähnten Verhältnisse sind von His ganz kurz behandelt in *Anatomie menschlicher Embryonen* I (S. 65); man vergleiche auch (für das Hühnchen) Schenk's *Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere* (1874). Uskow führt darüber nichts an.

In der folgenden Zeit bildet sich nun der Saccus omenti dadurch, dass sich das dorsale Darmgekröse bedeutend verlängert an der Strecke des Darmes, die, wie oben erwähnt, in bleibender Verbindung mit dem primären Diaphragma ist, also an dem Magen und dem cranialen Theile des Duodenum bis zur Ursprungsstelle des Leberganges, und dass sich dieses verlängerte Gekröse an seiner Wurzel nach links umbiegt. Der Saccus omenti kommt dann, wie bekannt, zwischen der ventralen (oder rechten) Fläche dieses Gekröses und der dorsalen (oder rechten) Fläche

Digitized by Google

des Magens und des Duodenum zu liegen, und setzt sich, wie es leicht einzusehen ist, nach cranialwärts direct in den Recessus sup. sacci omenti fort. Um dieses etwas verständlicher zu machen, gebe ich in Fig. 14 eine Abbildung eines Modelles, das nach einem Mäuseembryo construirt ist, der ungefähr auf gleicher Entwickelungsstufe stand, wie ein 12tägiger Kaninchenembryo. Dieses Modell stellt einen Theil des Rückens des Embryo dar, von der Ventralseite gesehen. Mit Hülfe eines Frontalschnittes, der durch die beiden Recessus pariet. dors. geht und diese wie auch die Bauchhöhle jederseits öffnet, sind sowohl das caudale Ende des Oesophagus (*oe*), wie der Magen (*v*) und das craniale Ende des Duodemum (*du*) geöffnet; ganz caudalwärts ist indessen der Schnitt dorsalwärts vom letzteren Darmabschnitte gefallen, also durch dessen dorsales Gekröse und hat hier den dorsalen Umfang der Vena omph.-mes. (Vena porta, *v o m*) an der Stelle gestreift, wo sich dieselbe dorsalwärts um den Darm windet. An dieser Stelle bleibt, wie erwähnt, das dorsale Darmgekröse beständig kurz; cranialwärts davon ist die Verlängerung desselben und seine linksseitige Umbiegung in diesem Stadium schon ziemlich weit vorgeschritten, was indessen auf der Zeichnung nicht sehr deutlich geworden ist. Die Lungenflügel oder die Lungen sind mit *p* bezeichnet. Man sieht in der Abbildung den Recessus sup. sacci om. (*r s*) durch den Frontalschnitt geöffnet (der Schnitt hat ungefähr die gleiche Richtung wie die zu *f W* gehörige Linie in Fig. 13); rechts von diesem (links vom Beschauer) ist die Platte, welche seine laterale Wand bildet (vgl. Fig. 12; im Folgenden wird diese Platte die laterale Wandplatte des Recessus sup. genannt), natürlich auch durch den Schnitt in frontaler Richtung getheilt; da wo sie caudalwärts ihr Ende erreicht, kommt man durch das Foramen Winslovii, ventralwärts vom nicht verwachsenen Theile der Vena-cava-Falte (*p v c*, vgl. Fig. 13), in den Saccus omenti hinein, in dessen Höhlung man in der Zeichnung nicht hineinschauen kann, weil sie vom Magen bedeckt ist. Klar ist es indessen, dass der Recessus sup. eine directe craniale Fortsetzung des Saccus omenti ist und so seinen Namen mit Recht führt. Die Vena-cava-Falte (*p v c*) wird nach caudalwärts immer niedriger und geht schliesslich continuirlich in das dorsale Darmgekröse über, da wo dieses an der Passagestelle der Vena porta (*v o m*) wieder kurz wird. So hat also hierdurch das Foramen Winsl. auch eine deutlich ausgesprochene caudale Begrenzung bekommen.

Bis zum zwölften Tage des Embryonallebens des Kaninchens ist der Recessus sup. sacci om. in seiner ganzen Länge ungefähr gleich weit, und seine laterale Wandplatte hat auch überall fast die gleiche Dicke (Fig. 14). In den folgenden Tagen werden aber diese Verhältnisse verändert. Um dieses zu zeigen, gehe ich zu dem schon früher erwähnten Kaninchenembryo von 15 Tagen ($10^1/_2$ mm Länge) über, von welchem die vier Quer-

Digitized by Google

schnitte Figg. 6—9 stammen, und gebe gleichzeitig in den Figg. 15 und 16 zwei Abbildungen eines Modells nach einem vierzehntägigen Rattenembryo, der nur unbedeutend weniger entwickelt war, als der erwähnte Kaninchenembryo. Dieses Modell stellt ebenso wie das vorige einen durch zwei Quer- oder Horizontalschnitte isolirten Theil des Embryonalkörpers dar und ist, auch ebenso wie das vorige, mit Hülfe eines durch die beiden Recessus pariet. dors. verlaufenden Frontalschnittes in zwei Stücke zerlegt worden, ein dorsales, das in Fig. 15 von der Ventralseite (von der Höhlung der Recessus pariet. dors. und der Bauchhöhle aus) gesehen ist, und ein ventrales, in Fig. 16 von der dorsalen Seite gesehen. Die in den beiden Figuren dargestellten Schnittflächen (wie alle übrigen Modellen-Schnittflächen roth gehalten) passen also genau auf einander.

Von den Querschnitten Figg. 6 und 7, welche beide noch durch die Lungen (*p*) gehen (Fig. 6 ist der cranialste Schnitt der Reihe), sieht man, dass die laterale Wandplatte des cranialen Theiles des Recessus sup. sacci om. (*r s*), die ja, wie oben erwähnt, durch Verwachsung des Lungenflügels mit der auf der Dorsalfläche des Saccus reun. und des primären Diaphragma hervorwachsenden Falte entstanden ist, verhältnissmässig dünner geworden ist; auch hat sich ganz cranialwärts ihre ventrale Insertion etwas verändert, indem sie hier von der Dorsalfläche des primären Diaphragma auf das ventrale Darmgekröse übergegangen ist (Fig. 6, vgl. Figg. 11 und 12), während sie weiter caudalwärts noch wie früher auf dem primären Diaphragma inserirt (Fig. 7). Die beiden Lungenflügel haben sich in lateraler Richtung bedeutend vergrössert (vgl. Figg. 6 und 7 mit 10 und 11); das Epithelrohr der beiden Lungen hat angefangen, sich zu verzweigen, und in der rechten Lunge hat sich in der Nähe ihres caudalen Umfanges ein besonderer Ast ausgebildet, der sich nicht in der linken Lunge findet; dieser Ast ist in medio-ventraler und zugleich etwas caudaler Richtung hervorgewachsen und hat Anlass gegeben zur Bildung eines kleinen, für die rechte Lunge eigenthümlichen Lappens, der, noch ohne deutliche äussere Abgrenzung, von dem medialen Theile der Ventralfläche des rechten Lungenflügels hervorspringt. Durch das Hervorsprossen dieses Lappens kommt die oben erwähnte laterale Wandplatte des Recessus sup. sacci om in ihrem cranialsten Abschnitte von dem medio-ventralen Umfange eben dieses Lappens auszugehen; dies ist ersichtlich aus der Fig. 6, wo der accessorische Lappen des rechten Lungenflügels mit dem darin liegenden Querschnitte des accessorischen Lungen-Epithelrohrastes mit *l i m* bezeichnet ist. Dieser Lappen in Verbindung mit der von demselben zum ventralen Darmgekröse gehenden kleinen Platte bildet die laterale Begrenzung des Recessus sup. sacci om. (*r s*). Der Lappen reicht nicht so weit nach caudalwärts wie der Lungenflügel selbst; caudalwärts von seinem caudalen

Digitized by Google

Umfange geht also die Wandplatte des Recessus sup. noch wie früher von dem Lungenflügel aus, und zwar von dem medialsten Theile seiner Ventralfläche oder von dem sich jetzt ausbildenden Ligamentum pulmonale (Fig. 7).

Der erwähnte kleine accessorische Lungenlappen ist der von Krause[1] so genannte Lobus inferior medialis (*l i m*). Beim erwachsenen Kaninchen ist er stark nach links hinübergezogen und zwischen den Oesophagus und die Vena cava inf. (*v c* Fig. 6) hineingeschoben; diese Lage ist schon im 15 tägigen Embryo deutlich, wie aus Fig. 6 ersichtlich. Beim Kaninchen ist dieser Lappen sehr entwickelt, ebenso bei Ratten und Mäusen; bei anderen Säugethieren findet er sich wenigstens in den frühesten Stadien angelegt (Lobus infracardiacus Aeby;[2] vgl. auch His[3]).

Der Lungenflügel geht caudalwärts in die Vena cava-Falte über, und diese ist in ihrem cranialsten Theile mit dem primären Diaphragma und dem rechten dorso-lateralen Leberlappen verwachsen (siehe oben) und bildet so caudalwärts vom Lungenflügel die laterale Wandplatte des Recessus sup. sacci om. Gerade caudalwärts vom caudalen Umfange des rechten Lungenflügels wird nun in dem erwähnten Stadium diese Wandplatte plötzlich sehr dick (von Seite zu Seite), und dasselbe geschieht mit dem Darmgekröse caudalwärts vom caudalen Umfange des linken Lungenflügels. Dadurch entsteht jederseits eine Verengerung des Recessus pariet. dors. von der medialen Seite her an dessen Ausmündung in der Bauchhöhle, und die Lunge kommt dadurch in einer Art Nische an der medialen Wand dieses Recessus zu liegen. Diese plötzliche Verdickung der verwachsenen Vena-cava-Falte und des Darmgekröses ist aus der Vergleichung der Fig. 8 mit Fig. 7 ersichtlich. An dieser Stelle ist auch der Recessus sup. sacci om. sehr eng (Fig. 8); cranialwärts davon ist er ebenfalls nur wenig weiter (Figg. 7 und 6), aber caudalwärts davon erweitert er sich schnell zu dem Saccus omenti (*s o* Fig. 9).

Die hier erwähnten etwas verwickelten Verhältnisse werden besser verständlich, wenn man die beiden Modellfiguren 15 und 16 betrachtet. Der Frontalschnitt, durch welchen dieses Modell in eine dorsale und eine ventrale Hälfte zerlegt ist, verläuft in der cranialsten Partie ventralwärts vom Oesophagus (*oe*) durch das Gekröse, welches diesen mit dem Saccus reun. und dem primären Diaphragma verbindet (s. Figg. 6 und 7); der Verlauf des Oesophagus (*oe*) ist in dem dorsalen Stücke des Modells (Fig. 15) mit Punkten angegeben. Am Uebergange des Oesophagus in den Magen ist ersterer schräg durchschnitten, und von dieser Stelle an läuft

[1] *Anatomie des Kaninchens.*

[2] *Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen.* 1880.

[3] Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo. *Dies Archiv.* 1887.

Digitized by Google

der Frontalschnitt dorsalwärts vom Magen und vom Duodenum, deren Verlauf im ventralen Stücke (Fig. 16) punktirt dargestellt ist. Der Schnitt hat das lange dorsale Magengekröse (Mesogastrium, *m s g* Fig. 16) ungefähr an dessen Insertion an der Curvatura major durchgeschnitten und hat den Saccus omenti (*s o*) geöffnet, so dass man in Fig. 15 die dorsale Wand desselben, vom Magengekröse gebildet, sieht, und in Fig. 16 dessen ventrale Wand oder die dorsale (ursprünglich rechte) Fläche des Magens. Der Schnitt verläuft ein wenig dorsalwärts von der Linie *v* in Fig. 9. An dem Modelle sieht man deutlich, dass der Saccus om. sich cranialwärts in den Recessus sup. sacci om. (*r s*) fortsetzt, der auch im ganzen Verlaufe durch den Frontalschnitt geöffnet ist, er ist sowohl im dorsalen als im ventralen Stücke sichtbar, aber nur in ersterem mit Buchstaben bezeichnet. Man sieht ferner die etwas verengte Stelle des Recessus sup. am Uebergange des Oesophagus in den Magen; ebenfalls bemerkt man an dieser Stelle die plötzliche Verdickung der lateralen Wandplatte des Recessus und des Darmgekröses, und die dadurch bedingte Verengerung des Recessus pariet. dorsal. und Bildung einer Nische für die Lunge.

Das Foramen Winslovii ist in Fig. 15 mit *f W* bezeichnet. Die dorsale Begrenzung desselben ist noch wie früher (Fig. 14) der nicht verwachsene Theil der Vena-cava-Falte, die jetzt aber den mächtigen Stamm der Vena cava enthält. Dieses Gefäss ist in caudaler Richtung hervorgewachsen (vgl. F. Hochstetter[1]), von dem innerhalb der Leber liegenden grossen Sammelgefässe (V. Aranzii His) ausgehend, und hat die Verbindung des rechten dorso-lateralen Leberlappens mit der Vena-cava-Falte benutzt, um in die dorsale Bauchwand überzutreten. Im Modelle ist sie (*v c*) schräg durchschnitten an der Stelle, wo sie vom rechten dorsolateralen Leberlappen (*h d d* Fig. 16) in die Vena-cava-Falte hinübertritt. Die craniale Begrenzung wird so auch von der Vene und den diese umgebenden Ausläufern des Leberganges gebildet. Caudalwärts findet das Foramen Winslovii eine Grenze, wie früher dadurch, dass die Vena-cava-Falte in das kurze Darmgekröse übergeht, an der Stelle, wo die Vena porta (*v o m* Figg. 15 und 16, vgl. Fig. 14) um den dorsalen Umfang des Duodenum geht. Diese Stelle ist auch diejenige, wo der Lebergang vom Duodenum entspringt; von hier aus steigt sowohl dieser Gang als die Vena porta ventralwärts vom Foramen Winsl. in die Leber hinauf. Diese Drüse ruht noch direct auf der Ventralkante des Magens und des Duodenum und bildet so die ventrale Begrenzung des Foramen. Wenn sich aber später ein Gekröse zwischen Magen und Duodenum einerseits und

---

[1] Ueber die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Säugethieren. Vorläufige Mittheilung. *Anatomischer Anzeiger*. 1887.

Digitized by Google

der Leber andererseits ausbildet, wird selbstverständlich dieses, das Omentum minus, mit den darin enthaltenen Gefässen, die ventrale Begrenzung des mehrerwähnten Loches bilden.

In der folgenden Zeit schliesst sich nun bald das Lumen des Recessus sup. sacci om. an seiner schon beim 15 tägigen Embryo verengten Stelle im Niveau des Ueberganges vom Oesophagus zum Magen. Hierdurch wird er in zwei Abtheilungen getheilt, eine craniale, die von jetzt an nach allen Richtungen hin geschlossen ist, und eine caudale, die wie früher in offener Verbindung mit dem Saccus omenti steht, und welche der auch von der menschlichen Anatomie bekannte eigentliche Recessus sup. sacci om. ist. Dieser, und auch der Saccus om. selbst, haben im wesentlichen schon beim 15 tägigen Embryo die Form erhalten, die sie auch beim erwachsenen Individuum besitzen; die Abweichungen sind wenigstens leicht zu verstehen, so dass ich mich nicht näher darauf einzulassen brauche. Dagegen will ich in aller Kürze erwähnen, wie sich die craniale, blind geschlossene Abtheilung des Recessus sup. sacci om. beim Kaninchen weiter entwickelt.

Für diesen Zweck bilde ich in den Figg. 17 und 18 zwei Querschnitte eines 17 tägigen Kaninchenembryo ab; die Schnitte gehen beide durch die caudalen Theile der Lungen (*p*), und nur diese mit den sie am nächsten umgebenden Partien sind dargestellt; der Schnitt Fig. 17 ist der cranialere der beiden. Bei dem erwähnten Embryo war der Verschluss des Recessus sup. sacci om. an der verengten Stelle eingetreten. Die beiden Schnitte entsprechen ungefähr den Schnitten Figg. 6 und 7 vom 15 tägigen Embryo und lassen sich leicht mit diesen vergleichen. Man sieht, dass sich das Ventralgekröse des Oesophagus stark nach links umgebogen hat und dass der Lobus inferior medialis der rechten Lunge (*l i m* Fig. 17) mehr als früher, mit Hülfe der von seinem medio-ventralen Umfange zum ventralen Oesophagusgekröse gehenden Platte (seines accessorischen Ligamentum pulmonale), nach links übergezogen ist, und dass er jetzt deutlicher als im vorigen Stadium zwischen dem Oesophagus (*oe*) und der Vena cava infer. (*v c*) liegt. In der Fig. 17 ist dieser accessorische Lungenlappen vom Schnitte getroffen, während die Fig. 18 einen Schnitt caudalwärts von demselben durch den caudalsten Theil der Lunge darstellt. Beide Schnitte haben den blind geschlossenen Theil des ursprünglichen Recessus sup. sacci om. (*r s*) getroffen; dieser, der anfänglich eine sagittale Spalte war (Figg. 11 und 12), ist nach und nach um den ventralen Umfang des Oesophagus ausgebreitet worden (Figg. 6 und 7, 17 und 18), und indem der Oesophagus selbst mehr und mehr in das Lumen des Recessus vorspringt (Figg. 17 und 18), bis er schliesslich nur mittelst eines dünnen Gekröses mit dem Mediastinum zusammenhängt, wird ein immer grösserer Theil

Digitized by Google

der Peripherie des Oesophagus von diesem Recessus umgeben. So wird der craniale abgeschlossene Theil des Recessus sup. sacci om. allmählich zu einer Schleimscheide umgebildet, die zuletzt den Oesophagus auf allen Seiten bekleidet und nur durch das Gekröse unterbrochen ist, wodurch das erwähnte Organ an das Mediastinum befestigt ist. Die Begrenzungen dieser Schleimscheide sind leicht aus den Figg. 17 und 18 zu verstehen.

Bei dem erwachsenen Kaninchen sind die Verhältnisse fast ganz so, wie beim 17 tägigen Embryo, nur mit dem Unterschiede, dass, wie erwähnt, die Schleimscheide (*r s*) fast die ganze Peripherie des Oesophagus umgiebt. Oeffnet man die Brusthöhle eines solchen Kaninchens, so findet man den Lobus inferior medialis dorsalwärts vom Herzen und dem Brusttheile der Vena cava inf. gelegen; zieht man ihn nach rechts hervor, bemerkt man, dass seine ventro-mediale Kante mit Hülfe des accessorischen Ligamentum pulmonale an das Mediastinum post. befestigt ist. Macht man eine Oeffnung in diesem accessorischen Ligamentum pulmon., kommt man in die Schleimscheide hinein, und man kann jetzt eine eingeführte Sonde in cranialer Richtung bis zum Hilus führen, in caudaler Richtung mit dem Oesophagus durch den Hiatus oesophageus bis zur Cardia, wo die Scheide blind endet.

Dieselbe Schleimscheide findet sich auch bei Ratten und Mäusen und wahrscheinlich bei allen den Thieren, die mit einem Lobus inferior medialis (Lobus infracardiacus) versehen sind. Beim Menschen glaube ich, dass sie Anfangs vorhanden ist (vgl. His, *Anat. menschl. Embryonen*), dass sie aber später obliteriert, indem sich der Lobus infracardiacus bei diesem Geschöpfe nicht entwickelt.

III. Die Schliessung der Recessus parietales dorsales.

Ich gehe nun zu der letzten Abtheilung meiner Untersuchungen über, worin ich die Schliessung der beiden Recessus pariet. dors. und die Bildung des dorsalen Abschnittes des Diaphragma schildere; hierüber vergleiche man His, *Mitth. z. Embryologie*, und Uskow, a. a. O.

Die Lungen liegen, wie im Vorigen erwähnt, in den Recessus pariet. dors. dorsalwärts vom Saccus reun. und später auch von der Membrana pleuro-pericardiaca; allmählich wachsen sie mit ihren caudalen Enden in die Bauchhöhle hinab und stossen hier auf die dorsalen Flächen der beiden dorso-lateralen Leberlappen, die ja dorsal- und caudalwärts von der Insertion der Membr. pleuro-pericardiaca an dem dorsalen Rande des ventralen Diaphragma liegen. Beim 15 tägigen Embryo liegen die Lungen, wie oben beschrieben worden ist, in einer Art Nische, deren Boden dadurch zu

Digitized by Google

Stande gekommen ist, dass rechterseits die mit dem dorsalen Rande des primären Zwerchfelles und dem rechten dorso-lateralen Leberlappen verwachsene Vena-cava-Falte und linkerseits das Darmgekröse ziemlich plötzlich breiter werden in der Gegend der Cardia. Hierdurch ist also eine Verengerung des Recessus pariet. dors. von der medialen Seite her gerade caudalwärts von den Lungen eingetreten. Von der lateralen Seite her hat indessen der Recessus schon früher eine Verengerung erfahren; diese liegt aber mehr cranialwärts als die mediale, nämlich an dem cranialen Ende des Recessus. Die Ursache hierzu ist der Ductus Cuvieri; dieser liegt ja ursprünglich in der Leibeswand eingeschlossen und tritt am lateralen Ende des Saccus reun. in denselben ein. Allmählich drängt er sich aber gegen die Höhlung der Parietalhöhle hervor, indem er die Wand derselben medialwärts vorschiebt, wie dies schon früher geschildert und abgebildet worden ist (Fig. 4). So erhält der Recessus pariet. dors. eine Verengerung an seiner lateralen Wand, und die erste Anlage der Membr. pleuro-pericard. wird gebildet. Der vorspringende Ductus Cuvieri bildet zugleich eine craniale Begrenzung der Nische an der dorsalen Bauchwand, in welcher später die Urnierenleiste zu liegen kommt.

Zwischen der cranialen, lateralen Verengerung und der caudalen, medialen bildet sich nun bald an der Dorsalwand des Recessus pariet. dors. eine vorspringende, von cranial- und lateralwärts nach caudal- und medialwärts verlaufende Falte, die also von dorsalwärts her den Recessus verengen muss. Wenn nach und nach der Ductus Cuv. mehr steil gegen den Saccus reun. herabsteigt (His schreibt diese Veränderung im Laufe des Ductus der Bildung der Nackenbeuge zu; s. *Anat. menschl. Embryonen* III), und sich gleichzeitig mehr und mehr von der Lateralwand der ursprünglichen Parietalhöhle hervorhebt — wodurch sich die Membr. pleuro-pericard. immer mehr ausbildet — muss die letzterwähnte Falte, die ja von Anfang an mit der Membr. pleuro-pericard. zusammenhängt, von der dorsalen Recessuswand auch auf die Lateralwand desselben übergehen und muss sich von hier aus auf die Dorsalfläche der Membr. pleuro-pericard. fortsetzen. Auf diese letztere Membran tritt sie über gerade an der caudalen und lateralen Ecke derselben oder in dem Winkel zwischen ihrer Insertion an der Rumpfwand und an dre Cranialfläche des mittleren Leberlappens. In der Modellabbildung Fig. 14 (Mäuseembryo entsprechend einem zwölftägigen Kaninchenembryo) sind die Duct. Cuv. (*d C*) schräg durchschnitten, man sieht sie nur noch sehr wenig die Lateralwand des Recessus pariet. dors. vorwölben. Zwischen der durch sie gebildeten lateralen Verengerung des Recessus und der medialen, die ebenfalls noch ganz unbedeutend ist (rechterseits sieht man doch die laterale Wandplatte des Recessus sup. sacci om. (*r s*) in ihrer caudalen Partie schon ein wenig verdickt) bemerkt

Digitized by Google

man, auch namentlich an der rechten Seite, gerade caudalwärts von der Lunge (*p*) die schief verlaufende, noch sehr wenig ausgesprochene Falte der Dorsalwand, welche die Grenze zwischen der Lungennische cranialwärts und der Urnierennische caudalwärts bildet. In den Figg. 15 und 16 (Rattenembryo, ungefähr entsprechend einem 15 tägigen Kaninchenembryo) ist dagegen diese letztere Falte schon sehr deutlich. In der Mitte der dorsalen Recessuswand (Fig. 15) ist sie noch ziemlich niedrig; an ihrem medialen Ende ist sie etwas höher und geht hier rechterseits in die verdickte Vena-cava-Falte (*p v c*), linkerseits in das verdickte Darmgekröse am Uebergange des Oesophagus in den Magen über. Aber namentlich an ihrem lateralen Ende ist sie verhältnissmässig sehr hoch. Sie geht hier um das craniale Ende der jetzt stark vorspringenden Urnierenleiste (*c W*) auf die Lateralwand des Recessus über; hier springt sie bedeutend vor und kehrt ihren freien Rand nach caudalwärts und ein wenig nach medialwärts; sie ist natürlich durch den Frontalschnitt, durch welchen das Modell in die beiden Stücke zerlegt ist, übergeschnitten und zeigt sich also auch in Fig. 16, wo sie auf die Dorsalfläche der Membr. pleuro-pericard. (*m pl p*) übergeht. Schon in diesem Stadium sieht man indessen auch auf der Ventralwand des Recessus pariet. dors. (Fig. 16) eine Andeutung einer Falte, die sich, in der Fortsetzung der erwähnten Falte, auf der dorsalen Oberfläche des dorso-lateralen Leberlappens nach medial- und caudalwärts bis zum medialen Ausgangspunkte der ersterwähnten Falte erstreckt (Fig. 16). Wenn sich diese letztere Falte etwas mehr erhoben hat, findet sich also sowohl an der dorsalen, als an der ventralen Wand des Recessus pariet. dors. eine vorspringende Falte (Uskow's Pfeiler). An den lateralen und medialen Enden gehen diese beiden Falten continuirlich in einander über, und der Recessus wird so durch eine, in einer schiefen, von cranial- und lateralwärts nach caudal- und medialwärts gehenden Ebene liegende, ringförmige Falte verengt. Das oblonge Loch, das von den Rändern dieser Falte eingeschlossen wird, verengt sich mehr und mehr, indem die Falte immer mehr hervorwächst; zuletzt schliesst es sich ganz, indem die Ränder des dorsalen und des medialen Theiles der Falte mit einander verwachsen. Wenn diese Verwachsung vollendet ist, sind die beiden Pleurahöhlen gänzlich von der Bauchhöhle abgeschlossen, und die Scheidewand zwischen der letzten Höhle und den Höhlen der Brust ist vollständig.

Es ist einleuchtend, dass ein kleiner Theil der Oberfläche der beiden dorso-lateralen Leberlappen in die Pleurahöhle hineinschauen muss, nämlich die kleine, dreieckige Partie, die cranialwärts von dem ventralen Abschnitte der Recessusfalte liegt, zwischen dieser und der Insertion der Membr. pleuro-pericard. an dem Dorsalrande des mittleren Leberlappens. Dieser kleine Abschnitt des dorso-lateralen Leberlappens ist in der Fig. 16 rechter-

Digitized by Google

seits mit *h d d** bezeichnet; die Insertion der Membran (*m pl p*) ist dagegen nicht deutlich, weil die Dorsalfläche dieser Membran fast in einer Flucht mit der Dorsalfläche der beiden dorso-lateralen Lappen liegt; sie entspricht aber ungefähr einer horizontalen Linie, die sich von der Stelle, wo die Recessusfalte der einen Seite von der Lateralwand auf die Membran übergeht, bis zur entsprechenden Stelle der anderen Seite erstreckt; was also (in Fig. 16) cranialwärts von einer solchen Linie liegt, ist Dorsalfläche der Membr. pleuro-pericard., was caudalwärts davon liegt, ist Dorsalfläche der beiden dorso-lateralen Leberlappen. Die kleinen dreieckigen Strecken der letzteren, die in die Pleurahöhlen sehen (*h d d**), sind nun, wie früher von der Oberfläche des mittleren Lappens beschrieben ist, mit einer continuirlichen Mesodermlage bedeckt, welche selbstverständlich jederseits einen Theil des bleibenden Diaphragma bilden muss; so entsteht dann auf jeder Seite die Anlage des dorsalen Theiles des bleibenden Diaphragma (Uskow's dorsales Diaphragma).

Die Querschnitte von dem 15tägigen Kaninchenembryo (Fig. 6—9) sind nach der vorhergehenden Schilderung leicht zu verstehen. Die beiden Schnitte 8 und 9 liegen caudalwärts von den Lungen und dem Boden der Lungennische, gehen also durch den verdickten Theil der Vena-cava-Falte und des Darmgekröses (die Fig. 8 entspricht ungefähr der zu *p v c* gehörigen Linie in Fig. 15, und die Fig. 9 ungefähr der zu *v c* gehörigen). Die Schnitte Figg. 6 und 7 haben dagegen beide die Lungen (*p*) durchschnitten; der caudalere der beiden Schnitte (Fig. 7) zeigt die oben erwähnte Falte des Recessus pariet. dors. durchschnitten, und zwar jederseits medialwärts von der Urnierenleiste (*c W*) den dorsalen Theil derselben (vgl. Fig. 15), während der ventrale Theil (vgl. Fig. 16) nur auf der linken Seite (rechts vom Betrachter) sichtbar ist; sie springt hier von der Dorsalfläche des linken dorso-lateralen Leberlappens (*h d s*) deutlich hervor. In dem cranialeren Schnitte (Fig. 6) hat sich der dorsale Theil der Recessusfalte mit dem ventralen vereinigt, oder, was dasselbe ist, dieser Schnitt liegt so weit cranialwärts, dass er durch den, auf der Lateralwand des Recessus gelegenen Uebergangstheil des dorsalen in den ventralen Abschnitt der Falte geht (er liegt ungefähr in der Höhe der zu *z* gehörigen Linie in Fig. 15); derjenige Raum, den ich in der Fig. 6 mit *z* bezeichnet habe, ist also derselbe, der auch in den Figg. 15 und 16 denselben Buchstaben führt. Dieser Raum bekommt nach cranialwärts immer eine kürzere dorso-ventrale Ausdehnung und wird zuletzt blind geschlossen, indem die Insertion der schräg gelegenen Diaphragmaplatte (*d* in Figg. 6 und 7) an der lateralen Rumpfwand immer mehr dorsalwärts rückt, bis sie zuletzt, nachdem das craniale Ende der Urnierenleiste (*c W*) erreicht ist, mit der Recessusfalte verschmilzt.

Digitized by Google

Weiter habe ich meine Untersuchungen über die Diaphragmabildung beim Kaninchen nicht ausdehnen können, und auch die früheren Untersucher sind ungefähr auf derselben Stufe stehen geblieben. Die craniale Oberfläche des mittleren Leberlappens ist in dem letzterwähnten Stadium (nämlich beim 17 tägigen Kaninchenembryo, wo die Recessus pariet. dors. geschlossen sind) von einer continuirlichen Mesodermplatte bedeckt, deren Insertion an der Rumpfwand schräg nach dorsalwärts ansteigt; in der Continuität dieser Platte sind die beiden oben erwähnten dreieckigen Partien der dorso-lateralen Leberlappen ebenfalls von Mesodermplatten bedeckt, deren Insertion an der dorsalen Rumpfwand aber jederseits schräg nach der Mittellinie zu herabsteigt. Da wo die Oberfläche des mittleren in diejenigen der beiden dorso-lateralen Lappen übergeht, ist die Membrana pleuro-pericardiaca an der Diaphragma-Anlage befestigt. Die Mesodermplatte, die so die Oberfläche der Leber bedeckt, wird meiner Meinung nach zum Centrum tendineum, während die Pars carnosa sich wahrscheinlich durch Ablösung der innersten Lage der Bauchwand bildet. Diese Auffassung stimmt erstens mit der Form des Centrum tendineum überein, indem die beiden dorsalen Ausläufer desselben, die Platten sind, welche die dorso-lateralen Leberlappen im Embryonalleben decken, und zweitens mit der Lage der das Diaphragma durchbohrenden Canäle. Denn die Vena cava geht schon von Anfang an durch die Leber und muss deshalb auch die dieselbe deckende Platte oder das Centrum tendineum durchbohren, während sowohl der Oesophagus als die Aorta noch beim 17 tägigen Embryo ausserhalb der Diaphragma-Anlage liegen, und folglich auch später nicht mit dem Centrum in Berührung kommen können.

Die **Resultate**, die sich aus der obigen Schilderung ergeben, fasse ich nun zum Schlusse in den folgenden Sätzen zusammen:

1. Die Scheidewände in der Leibeshöhle der Säugethiere sind secundäre Bildungen.

2. Die ersten rudimentären Scheidewände entstehen dadurch, dass

   a. die Dorsalwand der Vena omph.-mes. — welche der Ventralwand der Leibeshöhle oder der späteren Darmwand gehört — auf einer kurzen Strecke des Verlaufes der Vene mit der Dorsalwand der Leibeshöhle verwächst. Hierdurch wird wesentlich die Bildung einer frontal gestellten Scheidewand eingeleitet.

   b. im Umfange derjenigen Stelle, wo der Lebergang vom Darme abgeht, behält der Darm sein Ventralgekrösse, das ihn mit der ventralen Rumpfwand in Verbindung setzt. Dieses Gekröse, in welches

der Lebergang hineinwächst, bildet die erste Anlage einer horizontalgestellten Scheidewand.

3. Wenn diese beiden rudimentären Scheidewände gebildet sind, sind es vier Communicationen zwischen dem cranialen Theile der Leibeshöhle (Pericardial- + Pleuralhöhle) und dem caudalen Theile derselben (Bauchhöhle), nämlich zwei dorsalwärts von der unter 2a erwähnten Scheidewand, eine auf jeder Seite des Darmes, und zwei ventralwärts von derselben, eine auf jeder Seite der unter 2b erwähnten Scheidewand. Die vier Communicationen schliessen sich bei den Säugethieren alle, erst die beiden ventralen, viel später die beiden dorsalen.

4. Zwischen den Ventralflächen der beiden Lungen und der Dorsalfläche der ventralwärts von ihnen gelegenen frontalen Scheidewand bildet sich schon in einem frühen Stadium eine Verwachsung in einer solchen Weise, dass jederseits ein enger, cranialwärts blind geschlossener Canal zwischen diesen Theilen entsteht, der caudalwärts von der erwähnten Scheidewand in die Bauchhöhle ausmündet. Bei den Säugethieren kommt indessen nur der rechte Canal zur Entwickelung, während der linke vollständig verschwindet. Die Lichtung des restirenden rechten Canals schliesst sich bald im Niveau des Ueberganges vom Oesophagus zum Magen; der caudalwärts von der Verschlussstelle gelegene Theil, der in offener Verbindung mit der Bauchhöhle bleibt, wird der Recessus superior sacci omenti in engerer Bedeutung, während aus dem cranialwärts davon gelegenen Theile, wenigstens bei den Thieren, deren rechte Lunge mit einem Lobus infracardiacus versehen ist, eine überall geschlossene Schleimscheide entsteht, welche fast die ganze Peripherie des Oesophagus in dessen unterem Theile umgiebt.

Nachtrag.

Prof. His hat mich darauf aufmerksam gemacht, dass es Anlass zu Confusion geben kann, dass ich die von ihm eingeführten Bezeichnungen „Septum transversum“ und „primäres Diaphragma“ in etwas anderer Bedeutung als er gebraucht habe. Ich hatte die Absicht, in der Correctur andere Bezeichnungen zu wählen, habe es doch wieder aufgegeben, weil es sonst zu viele Aenderungen im Texte geben würde. Ich hoffe doch, dass es aus meiner Schilderung verständlich sein wird, was ich mit den oben angeführten Namen bezeichne.

Kopenhagen, October 1888.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. IX u. X.)

Gemeinsame Buchstabenbezeichnung.

a a = Aditus anterior, vordere Darmpforte.
a p = Ala pulmonalis, Lungenflügel.
at = Atrium cordis.
c p = Cavum pericardii.
c W = Corpus Wolffi, Urniere.
d = Diaphragma.
d C = Ductus Cuvieri.
d h = Ductus hepaticus.
d p = Diaphragma primitivum, primäres Zwerchfell.
du = Duodenum.
f W = Foramen Winslovii.
h v = Hepar, lobus ventralis.
h d d = Hepar, lobus dorsalis ~~dexter~~.
h d s = Hepar, lobus dorsalis sinister.
l i m = Lobus inferior medialis (pulmonis dextri).
l s h = Ligamentum suspens. hepatis.
m pl p = Membrana pleuro-pericardiaca.
m s g = Mesogastrium.
oe = Oesophagus.
p = Pulmo.
pr = Proamnion.
p v c = Plica venae cavae, Vena-cava-Falte.
r p d = Recessus parietalis dorsalis.
r p v = Recessus parietalis ventralis.
r s = Recessus superior sacci omenti.
s o = Saccus omenti.
s r = Saccus reuniens.
v = Ventriculus, Magen.
v c = Vena cava inferior.
v ca = Vena cardinalis.
v o m = Vena omphalo-mesenterica.
v u = Vena umbilicalis.

Die Querschnitts-Figuren sind mit Hülfe des Prisma nach mikrotomirten Schnitten von 0·01 und 0·02 mm Dicke gezeichnet; die Vergrösserung ist für jede einzelne wie ein Bruch angegeben. Die Modellabbildungen sind aus freier Hand nach den Wachsmodellen gezeichnet; für sie ist keine Vergrösserung angegeben. Die Schnittflächen sind auf den Modellabbildungen alle in rother Farbe gehalten.

Fig. 1. Cranialer Theil eines 8 tägigen Kaninchenembryo (8 bis 9 Urwirbel), von der Ventralseite gesehen.

Figg. 2 und 3. Zwei Querschnitte eines $8^1/_2$ tägigen Kaninchenembryo.

Fig. 4. Modell des caudalen Theiles der Parietalhöhle, durch einen Horizontalschnitt geöffnet; von cranialwärts gesehen. 9 tägiger Kaninchenembryo.

Fig. 5. Modell des caudalen Theiles der Parietalhöhle und des cranialen Theiles der Bauchhöhle, durch einen Sagittalschnitt links von der Medianebene geöffnet; von der linken Seite gesehen. 10 tägiger Kaninchenembryo.

Digitized by Google

Figg. 6 bis 9. Vier Querschnitte eines 15tägigen Kaninchenembryo.

Fig. 10. Querschnitt eines 10 tägigen Kaninchenembryo.

Figg. 11 bis 13. Drei Querschnitte eines 11 tägigen Kaninchenembryo.

Fig. 14. Modell eines Theiles des Rückens, von ventralwärts gesehen. Die Recessus pariet. dors. und die Bauchhöhle durch einen Frontalschnitt geöffnet. Mäuseembryo von derselben Entwickelungsstufe wie ein 12 tägiger Kaninchenembryo.

Figg. 15 und 16. Modell der beiden Recessus pariet. dors. und des cranialen Theiles der Bauchhöhle, durch einen Frontalschnitt in zwei Stücke zerlegt, wovon Fig. 15 das dorsale, Fig. 16 das ventrale wiedergiebt. Rattenembryo auf derselben Stufe, wie der in den Figg. 6 bis 9 abgebildete 15 tägige Kaninchenembryo.

Figg. 17 und 18. Zwei Querschnitte durch die Lungen und die umgebenden Partien. 17 tägiger Kaninchenembryo.

Digitized by Google

Schlundspalten und Thymusanlage.

(Aus einem Briefe von **W. His** an **F. Mall** in Baltimore.)

Meine Antwort auf Ihre beiden Briefe, sowie auf die Zusendung Ihrer zwei letzten Aufsätze[1] hat sich etwas verzögert, weil es mir daran lag, vor einer nochmaligen Aeusserung eine erneute Prüfung der von Ihnen besprochenen Verhältnisse vorzunehmen. Ueber wesentliche Punkte hat eine Uebereinstimmung in unseren beiderseitigen Angaben bis dahin bereits bestanden, über andere, in denen sie noch gefehlt hatte, wird sie sich nunmehr, wie ich denke, herstellen lassen.

Sie berühren zunächst die Frage von dem dauernden Verschluss der Schlundspalten. Hier stehe ich noch auf dem Standpunkte meiner ersten Mittheilung. Ich hatte damals erklärt, dass bei Säugethieren und bei Vögeln der Durchbruch der Spalten nicht die Regel bildet, da man die Verschlussplatten zu sehr verschiedenen Zeiten vorhanden findet. Die Behauptung, dass die Verschlussplatte bei höheren Thieren zu keiner Zeit und an keiner Stelle durchbrochen werden könne, habe ich auszusprechen nicht gewagt, aber ich habe die Nothwendigkeit einer scharfen Scheidung zwischen der endodermalen Produktion des inneren Spaltentheiles (der Schlundtasche) und des äusseren (der Schlundfurche) betont. Letztere Nothwendigkeit ist jetzt allgemein anerkannt, wogegen das normale Auftreten durchbrochener Spalten auch neuerdings von mehreren Beobachtern mit einer gewissen Wärme verfochten wird.

In dem vollen Sinne, wie früher, lässt bei Vögeln und bei Säugethieren wohl Niemand mehr die Spalten durchbrechen. Was man von Durchbrüchen beschreibt, sind in der Regel kleine Löcher, die bald einseitig, bald beiderseits, bald ventralwärts, bald dorsalwärts vorkommen sollen. Ihrerseits behaupten Sie, dass diese Löcher stets Produkte der Praeparation sind, und ich glaube, dass Sie für zahlreiche Fälle Recht haben. Gleichwohl möchte ich auch jetzt die Möglichkeit nicht läugnen, dass gelegent-

[1] F. Mall, Development of the Eustachian tube etc. u. The branchial clefts of the dog with special reference of the Thymus Gland. *Studies from the biological Laboratory of John Hopkins University in Baltimore.*

Digitized by Google

lich einmal ein Loch intra vitam zu entstehen vermag. Der Nachweis hiervon wird schwer zu liefern sein, und ich halte dafür, dass die bis dahin zu Gunsten von Durchbrüchen publicirten Beobachtungen nichts weniger denn unanfechtbar sind. Die eingehendste Arbeit hierüber, die von Liessner,[1] ist an Embryonen ausgeführt, welche auf 24 Stunden in einprocentiger Chromsäurelösung gelegen hatten, somit unzweifelhaft sehr brüchig und gerade für solche Untersuchungen sehr ungeeignet gewesen sind. An den von Leissner untersuchten 31 Hühnerembryonen fand sich fünfmal die erste Spalte beiderseits, dreimal einerseits durchlöchert, die zweite Spalte 24 mal beiderseits, dreimal einerseits und die dritte zweimal beiderseits, einmal einerseits. Im Ganzen auf $31 \cdot 2 \cdot 4 = 248$ Verschlussplatten $10 + 3 + 48 + 4 + 4 + 1 = 70$ Durchbrüche oder ca. 29 Procent. Bei der ersten Spalte waren in ungefähr einem Fünftel, bei der zweiten in fünf Sechsteln, bei der dritten in einem Zwölftel der Fälle die Platten durchbrochen. Noch ungünstiger stellte sich das Verhältniss bei Säugethierembryonen. Bei 30 Schafsembryonen fand Liessner zweimal einen beiderseitigen, einmal einen einseitigen Durchbruch der ersten und zweiten Verschlussmembran, im Ganzen sechs kleine Löcher auf 240 Verschlussmembranen. Wenn Leissner hieraus schliesst, „dass die von mir gegen den regelmässigen Durchbruch der Schlundspalten erhobenen Zweifel im Allgemeinen aufzugeben seien, so passt dieser Schluss offenbar nicht zu des Autors eigenen Beobachtungen, und ich habe den Eindruck, als sei derselbe von vorgefassten Meinungen dictirt gewesen. Trotz der anfechtbaren Methode sprechen auch die Beobachtungen Liessner's dafür, dass bei Vögeln und vollends bei Säugethieren ein Durchbruch der Spalten nicht die Regel ist. Höchstens könnte man für die zweite Spalte bei Vögeln diesen Satz umzukehren versuchen.

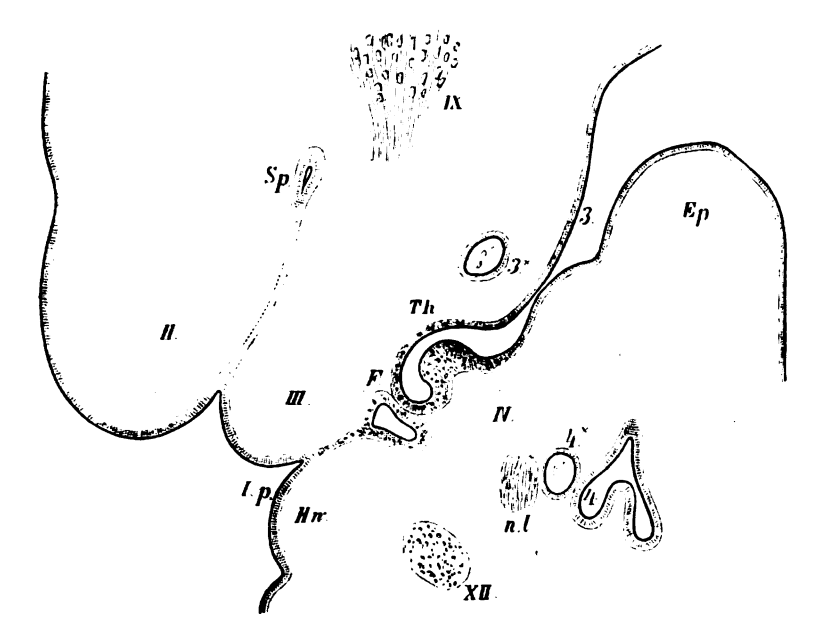
Ueber den Verschluss des Sinus praecervicalis stimmen, wie ich mit Befriedigung sehe, Ihre Beobachtungen am Hunde mit den meinigen am Menschen überein. Auch Sie constatiren, dass der vierte Schlundbogen vom dritten überdeckt wird, und Sie verwerfen mit mir für Säugethiere die von Dursy und von Rabl angenommene unmittelbare Ueberlagerung des vierten Bogens durch den sogenannten Kiemendeckel des zweiten. Während der dritte Bogen von vorn und oben her sich über den vierten schiebt, kommt ihm von hinten und unten her die seitliche Halswand entgegen, die an der Ueberlagerung einen mindestens ebenso grossen Antheil nimmt, wie der dritte Bogen. Meine neuesten Praeparate der betreffenden Gegend stehen in völliger Uebereinstimmung mit dem, was ich vor zwei Jahren in Fig. 4 meines Aufsatzes über den Sinus praecervicalis wiedergegeben habe. Es bildet sich so aus dem Grunde des Sinus praecervicalis eine auf dem

[1] Liessner, *Morphologische Jahrbücher*. Bd. XIII. S. 402.

Digitized by Google

Durchschnitt dreieckige Epidermistasche, welche von der dritten Schlundtasche nur durch eine kurze zweischichtige Epithelbrücke geschieden ist.

Aus ihrer neuesten Publication ersehe ich, dass unsere Uebereinstimmung noch einen Schritt weiter geht. Ich selber hatte als Thymusanlage einen länglichen Epithelkörper angesehen, dessen innere Wand einen sehr charakteristischen, durch Faltenbildung bedingten inneren Wulst zeigt. Dieser Körper ist in den Figuren 5 (*a* und *b*) und Figur 6 meines citirten Aufsatzes gezeichnet, und die Bedeutung desselben als epitheliale Thymusanlage lässt sich durch alle nachfolgenden Stufen mit Sicherheit verfolgen.



II. Zweiter Schlundbogen, der mit seinem vorgeschobenen Rande, dem Kiemendeckel, den dritten Bogen *III* theilweise überlagert. Bei *Sp* ist noch ein Theil der unverwachsenen Spalte sichtbar. *Hw.* die Halswand, welche sich mit dem dritten Bogen verbunden hat, und durch welche der vierte Bogen *IV* ganz in die Tiefe geschoben ist. — *I. p.* Infundibulum praecervicale, früherer Eingang in den Sinus, dessen Grund *F.* nunmehr selbständig abgeschlossen ist. — *3* und *4* dritte und vierte Schlundtasche. *3** und *4** dritter und vierter Aortenbogen, *Th.* endodermale Thymusanlage. *IX.* Ganglion glossopharyngei. *XII.* N. hypoglossus. *N. l.* Nervus laryngeus superior. *Ep.* Epiglottis.

Ihre eigenen Figuren (am deutlichsten Figur 9 und Figur 11 bis 13) zeigen diesen Körper ganz unverkennbar wieder, und auch Sie bezeichnen denselben als Thymusanlage.

Woher stammt nun dieser Epithelkörper? Sie haben sich von Anfang an für dessen Ableitung aus der dritten Schlundtasche ausgesprochen, während ich bis dahin geglaubt hatte, denselben aus dem Fundus praecer-

Digitized by Google

vicalis ableiten zu müssen. Neuere Schnittreihen zeigen mir, dass Sie mir gegenüber Recht haben. Bei zwei menschlichen Embryonen vom Beginn der fünften Woche (*Ru* und *Ko*) finde ich den fraglichen Epithelkörper durch einen engen Gang mit der dritten Schlundtasche verbunden. Er stösst unmittelbar an einen zweiten epithelialen Hohlkörper an, welcher seinerseits durch einen Stiel mit der Auskleidung des Infundibulum praecervicale zusammenhängt. Von den beiden sich berührenden Körpern ist somit der medialwärts liegende das Endstück der dritten Schlundtasche, während der lateral gelegene den geschlossenen Fundus praecervicalis darstellt. Der Schnitt auf vorhergehender Seite zeigt die beiden sich berührenden Körper (*Th* und *F*) zugleich mit ihren zugehörigen Verbindungsstielen, von denen der innere noch hohl ist.

Ich habe diese beiden Epithelkörper schon bei früheren Anlässen abgebildet, so besonders in Fig. 5a meines oben erwähnten Aufsatzes. Aber damals glaubte ich, sie beide als Abkömmlinge des Fundus praecervicalis ansehen zu müssen. Diese Ableitung lässt sich, wie ich nunmehr einsehe, nur für den äusseren der beiden Körper aufrecht erhalten. Mein Missverständniss war dadurch möglich, dass die beiden Epithelkörper sehr innig verlöthet sind, und dass die Verbindung des inneren Hohlkörpers mit der dritten Schlundtasche sich beim menschlichen Embryo nur während kurzer Zeit erhält. Auch da beschränken sich bei der Enge des Ganges die entscheidenden Anschauungen auf einen oder zwei Schnitte.

Gleich Ihnen und gleich Ihren Vorgängern Born, Kölliker u. A. komme ich nunmehr zum Ergebniss, dass die Hauptanlage der Thymus endodermalen Ursprungs ist und der dritten Schlundtasche entspricht. Ich sage ausdrücklich die Hauptanlage, denn noch betrachte ich die Frage über die Betheiligung des ectodermalen Funduskörpers an der Thymusbildung als eine offene. Schon Fischelis, und nach ihm Kastschenko haben eine solche Mitbetheiligung des Ectoderms angenommen. Was mich von Anfang ab der Annahme ectodermaler Thymusbestandtheile geneigt gemacht hat, das ist das histologische Verhalten der concentrischen Körper der entwickelten Thymus, dieselben besitzen, wie ich schon bei früheren Anlässen betont habe, die Charactere echter Epidermoidalbildungen.

Die Berührung des ectodermalen Funduskörpers mit der endodermalen Thymusanlage ist zwar eine sehr innige, aber sie beschränkt sich nur auf eine geringe Strecke. Der Thymuskörper berührt den Funduskörper nahe an der Stelle, wo der innere Epithelwulst die grösste Mächtigkeit erreicht. Die Anlagerung des Funduskörpers an das Ganglion nodosum findet auf der dem Thymuskörper abgewendeten Seite statt.

Leipzig, den 15. October 1888.

Digitized by Google

Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus.

Von

Ferdinand Graf Spee,
Prosector am anatomischen Institut zu Kiel.

(Hierzu Taf. XI.)

Durch die Umsicht und Freundlichkeit des Collegen Dr. Glaevecke erhielt ich ein ganz frisches, sehr junges Abortivei. Dr. Glaevecke fand dasselbe in den Blutmassen der nach fünfwöchentlichem Ausbleiben wieder eingetretenen, mit etwas reichlicherem Blutabgang schmerzlos verlaufenen Menstruation bei einer sonst regelmässig in vierwöchentlichen Intervallen menstruirenden, gesunden Frau.

Die Seltenheit junger menschlicher Eier aus den ersten zwei Entwickelungswochen, mehr noch die interessanten, sowohl für die specielle Entwickelung des Menschen, als auch die allgemeinere der Säugethiere, daraus gewonnenen Daten rechtfertigen wohl die folgende, etwas eingehendere Beschreibung.

Der Deciduasack war mir vollständig, aber geöffnet mit geschlossener Fruchtkapsel übergeben worden. Legte man seine zusammengehörigen Ränder aufeinander, so glich er einem quer abgestutzten und seitlich platt gedrückten Kegel, wie er dem Ausguss eines nicht viel veränderten multiparen Uterus entspricht. Seine Aussenfläche war rauh. Die den Tubenkanälen entsprechenden Ecken waren kurz abgerissen, durchgängig. Unterhalb der einen derselben, entlang der stumpfen Kante, in der die plattere vordere und hintere Fläche seitlich zusammenstossen, fand sich an der Innenseite der Decidua in einer Fläche von 9^{mm} Durchmesser angeheftet die Fruchtkapsel. Dieselbe schien den ganzen Innenraum des Deciduasacks auszufüllen. Die Decidua hatte überall mattglänzende, glatte Oberfläche von

Digitized by Google

solcher Gestalt, dass je einander gegenüberliegende Theile genau aufeinander passten und kein leerer Raum übrig blieb.

Die Gestalt der Fruchtkapsel nach Aufklappung des Deciduasackes war leicht oval, ihre Durchmesser betrugen parallel der Fläche der Decidua serotina 10:11^{mm} und senkrecht dazu, die Dicke der Serotina mitgerechnet, 7,2^{mm}. Die demnach starke Verkürzung dieses Durchmessers könnte durch den Ausgleich der normalen Krümmung der Serotina beim Aufklappen des Deciduasackes behufs Messung künstlich gesteigert gewesen sein. Eine Verwachsungsnaht fand sich auf der Kuppe der Fruchtkapsel nicht.

Die Decidua vera war wechselnd dick, 1 bis 2^{mm}; die Reflexa gleichmässig 0·5^{mm}; die Serotina 1·7 bis 2^{mm}. (Letztere zeigte zahlreiche, fast parallel ihrer Fläche gleichsam radienförmig von der Mitte aus nach der Umschlagsstelle in die Reflexa hin auseinanderziehende Uterindrüsen.)

Die Fruchtkapsel enthielt keine freie Flüssigkeit, sondern umschloss eng das nicht gerade sehr dicht mit Zöttchen besetzte Ei. Dieses erschien leicht oval, seine Durchmesser betrugen incl. Zotten 8·5:10:6·5^{mm}; die letzte Dimension senkrecht zur Serotinafläche. Die Reflexa war durch einen Kreuzschnitt an der freien Kuppe eröffnet worden. Als ich dann, um das Ei freizulegen, die Zipfel der Reflexa mit Pincetten auseinanderzog, spannten sich einige der Zöttchen des Eies, indem sie dem Zuge derselben eine Strecke weit folgten und dann sich ziemlich plötzlich davon lösten. Demnach war eine Verklebung zwischen dem Epithel der Eizotten und Decidua stellenweise schon eingetreten. Die mikroskopische Untersuchung eines Stückchens Decidua serotina, deren natürliche Lagerung zum anliegenden Eitheil ich möglichst sorgfältig schonte, an Paraffinschnitten bestätigte diesen makroskopischen Befund.

Die Zotten selbst sind ähnlich den auch in späterer Zeit vorhandenen Formen, stellenweise mit jüngsten Anlagen in Form von soliden Epithelzapfen oder dünnstieligen Epithelkölbchen besetzt, die aus älteren, schon Mesodermeinlage führenden Zottenformen hervorsprossen. Der Querschnitt der Zotten dieser Periode besteht aus einem mesodermalen Gallertgewebe im Innern und einer aus zwei Zellagen zusammengesetzten Ectodermhülle (Fig. 1). Die Elemente der letzteren unterscheiden sich sehr auffallend von einander an Präparaten, die, wie die hier gezeichneten in Pikrinschwefelsäure behandelt sind, indem die platten Zellen der äusseren Lage *(a)* durch Boraxcarmin ganz diffuse, die mehr kubisch geformten Zellen der inneren Lage fast reine Kernfärbung (Fig. 1, *i*) annehmen. Die Zellen der äusseren Lage sind dabei gewöhnlich mit einer Art schmalem Saum an ihrer freien Oberfläche versehen, über dessen Niveau hinaus manchmal sehr, manchmal nicht deutlich, ein bürsten- oder flimmerähnlicher Besatz vorragt (Fig. 1, *b*).

Nach Eröffnung des Chorions in Pikrinschwefelsäure, Wegspülung der

Digitized by Google

entstandenen Niederschläge, sowie Entfernung eines, die Eihöhle durchziehenden und mit dem Dottersack verbundenen fädigen Gerinnsels wurde die Embryonalanlage, an dem der Serotina anliegenden Eipol dicht angeheftet, erkenntlich. Der Innenraum des Eies zeigte horizontale Durchmesser von 7·5:8^{mm}.

Die Embryonalanlage mit ihren nächsten Adnexa wurde erst bei seitlicher Betrachtung verständlich und letztere nur dadurch ermöglicht, dass die hinderlichen Choriontheile bis dicht an die Embryonalanlage hin wegpraeparirt waren. Bei auffallendem Lichte zeigte sich dann das in Fig. 2 wiedergegebene Bild; die in Fig. 3 gezeichneten weiteren Details verlangten Zuhülfenahme durchfallenden Lichtes. Die natürliche Lage des Embryonalgebildes war derart, dass der Embryo den Rücken dem Chorion zukehrte; er sass mit dem Schwanzende daran fest. Bei auffallendem Lichte hatte das ganze Embryonalgebilde etwa die Gestalt einer Retorte mit abgestutztem und ans Chorion angeheftetem Halse. Diese Gestalt entspricht der äusseren Configuration von Amnios und Dottersack (incl. Schwanzende). Die Grenze zwischen beiden war an der Aussenfläche des Embryonalgebildes gekennzeichnet durch eine feine, hufeisenförmig um das freie Kopfende herumlaufende Furche (Fig. 2, *g*), die jederseits an dem verjüngten, angehefteten Theil stark vertieft, in einer erst ventralwärts, dann chorionwärts gerichteten Schweifung endigt (Fig. 2, *e*). Diese Furche entspricht zugleich dem lateralen Umfang der Keimscheibe, die sich von diesem Niveau aus convex in die Amnioshöhle vorwölbt (Fig. 3, *K*), wobei ihre dorsale Contour an dem freien Kopfende der Convexität des Amnios sich anschliesst, caudalwärts aber parallel der Schweifung der Grenzfurche, also ventral umbogen verläuft. Ich bemerke vorgreifend: Hinter dieser Gegend hört die Primitivrinne auf und werden die Epithelhöhlen, die des Amnios allmählich, die des Dottersackes sehr plötzlich ausserordentlich eng, r e i c h e n a b e r b i s d i c h t a n s C h o r i o n h i n. Zwischen ihnen und zu beiden Seiten der zu einem schmalen cylindrischen Rohre ausgezogenen Entoblasthöhle findet sich dafür hier eine sehr dicke Mesodermmasse vor, die der Hauptsache nach dem Bauchstiel (His) entsprechen muss. Erst das Studium der Querschnittserie, in welche ich das Embryonalgebilde zerlegt habe, machte indess diese Verhältnisse klar erkenntlich. Die Figg. 18, 19, 20 zeigen die caudalwärts folgenden Aenderungen des Querschnittbildes dieses ins Chorion übergehenden Theiles, insbesondere die relative Verengung der Epithelhöhlen und mächtige Zunahme des mesodermatischen Gewebes zwischen ihnen. Schliesslich endete in nächster Nähe des Chorions das Entoblastrohr *(d)* blind, als solides Zäpfchen. Das hinterste Ende der Ectoblasthöhle (*am'*, Amnios) konnte ich aber nicht mit der wünschenswerthen Genauigkeit feststellen.

Digitized by Google

Während der Praeparation hatte ich bemerkt, dass, als ich mit einer spitz zugeschliffenen Pincette die innerste Lage des Chorions oberhalb des Amniosansatzes fasste, das Amnios sich über dem Kopfende der Keimscheibe bewegte. Die Möglichkeit, dass das Amnios eine Strecke weit dem Chorion entlang laufen möchte, ehe es endet, schien mir darauf nicht unerwogen bleiben zu müssen. Das Zupfexperiment wollte ich nicht gerne wiederholen. Aus der mir vorliegenden lückenlosen Querschnittserie konnte ich nachträglich leider auch keine Entscheidung erlangen, weil die Continuität des Ectoblasten in den kaudalsten Theilen wegen seiner Dünnheit, dem Lückenreichthum des umgebenden Gewebes und der hier ungünstig gewordenen Schnittrichtung sich nicht sicher mehr verfolgen liess.

Die mesodermatische Masse zwischen dem Hinterende des Dottersackes und der Amnioshöhle und hinten am Primitivstreif kennzeichnet sich durch diese Lage als den stark gewucherten sogenannten hinteren Knopf des Primitivstreifens, dessen Gewebe bei allen Thieren je nach der Thierart später oder früher (letzteres bei Thieren mit Keimblattumkehr) zur Bildung der Allantois Verwendung findet, und z. B. beim Meerschweinchen von Bischoff, wegen seiner Grösse in früherer Zeit, direct Allantois genannt wurde. Derselbe ist ähnlich wie bei der vorliegenden menschlichen Keimscheibe auch beim Meerschweinchen auf der dorsalen Seite eine Strecke weit vom Amnios überzogen. Diese Mesodermmasse war mit dem Cutisblatt des Chorions verwachsen.

Gestalt und Differenzirung der Keimscheibe, Verlauf der Keimschichten.

Um die Dorsalansicht der Keimscheibe zu ermöglichen, musste das Chorion bis dicht zum Amniosansatz hin entfernt werden. Das dann erhaltene Bild, fast gerade von oben, ist in Fig. 4, ein schräg von oben und rechts gesehenes in Fig. 5 gezeichnet. Der Umriss der Keimscheibe *(g)* war etwas eingeschnürt birnförmig, innerhalb desselben derjenige der Medullarplatten scharf bisquitförmig abgesetzt. Das kaudale Ende der Keimscheibe ist fast rechtwinklig ventralwärts umgebogen und deswegen von oben nur in starker Verkürzung sichtbar. Etwas kranial vor dieser umgebogenen Partie erhebt sich ein etwa ringförmiger Wulst, der seiner Lage nach dem Hensen'schen Knoten entspricht, wie ein niedriger Wall um ein dreieckig-rundliches, weites Loch, den Canalis neurentericus *n*, welcher hier zwischen zwei völlig different gebauten Abtheilungen der Medianlinie die Keimscheibe durchbohrt. Hinter ihm, auf dem ventral sich umbiegenden Theil der letzteren läuft als sehr feiner, nur bei inten-

Digitized by Google

siver durchfallender Beleuchtung (z. B. durch einen vom Spiegel reflectirten Sonnenstrahl) bemerkbare Kerbe, *pr*, die Primitivrinne; seinen vorderen und seitlichen Umfang umzieht die flache Vertiefung, in welche das Hinterende der Medullarfurche, *f*, ausläuft Kopfwärts vertieft diese sich nach Maassgabe der Wölbung und Breite der Medullarplatten; dicht vor der stark eingeengten Stelle derselben hat sie ihre grösste Tiefe und etwa den Grad von Schmalheit erreicht, den sie im weiteren Verlauf beibehält, bis sie ganz vorn rasch verflacht endet. Urwirbel fehlten noch.

Die längste gerade Dimension des Embryonalgebildes vom vorderen Amniosumschlag bis zum Ansatze an's Chorion betrug vor der Alkoholbehandlung 2^{mm}, die der Keimscheibe vom vorderen Amniosumschlag bis zum Ende der Primitivrinne $1 \cdot 54^{mm}$. In dieser Länge lag die Keimscheibe dem Dottersack wie ein Deckel auf. Die durchschnittliche Breite der Keimscheibe (d. i. die gerade Distanz der lateralen Umschlagslinien der Keimblätter in Amnios und Dottersack (Fig. 2, *g*) betrug vorn $0 \cdot 704$—$0 \cdot 741^{mm}$ an den mittleren und hinteren Partien $0 \cdot 665^{mm}$, neben dem Canalis neurentericus und dem Primitivstreif $0 \cdot 589^{mm}$ in der Region des Bauchstiels etwa $0 \cdot 4^{mm}$. Die Medullarplatte (von ihrer Wölbung abgesehen) zeigte vorn die grösste Breite von $0 \cdot 517$—$0 \cdot 57^{mm}$, die schmalste Stelle in der Mitte der Keimscheibe war $0 \cdot 494$—$0 \cdot 38^{mm}$ breit. Die Höhe des Bauchstiels sammt Amnios betrug $0 \cdot 722^{mm}$ (Figg. 19,20), die Breite der nicht zum Amnios gehörigen Ectoblastplatte $0 \cdot 361^{mm}$, die der Mesodermmasse darunter $0 \cdot 209^{mm}$. Der Canalis neurentericus hatte ein durchgehendes Lumen von $0 \cdot 024^{mm}$ Weite, der auf dem Flächenbild erscheinende ringförmige Wulst darum nahm eine Breite von $0 \cdot 13^{mm}$ ein.

Genauere Details über die inneren Verhältnisse der Keimscheibe und die Besonderheiten des Blätterverlaufes ergaben sich aus dem Studium der Querschnittserie.

Der Ectoblast ist fast im ganzen Bereich der Keimscheibe drei- bis vierschichtig. Ausgenommen hiervon ist eine schmale ein- bis zweischichtige Zone, welche wegen ihres nicht gewölbten, sondern mehr ebenen Verlaufes auffallend, die Seite der Medullarplatten umzieht und also zwischen diesen und dem einschichtigen Ectoderm des Amnios den Uebergang bildet. Diese Zone erreicht ihre grösste Breite neben der engsten Stelle der Medullarplatte, verliert sich von da rückwärts in der Gegend des Canalis neurentericus.

Das Entoderm kleidet durchweg in einschichtiger Lage meist cubischer Zellen den Dottersack völlig aus. Von da ab, wo es auf die ventrale Seite der Keimscheibe umbiegt, werden seine Zellen platter, nur in der Umgebung des Canalis neurentericus, sowie vorn von diesem in der Medianlinie finden sich cylindrische Zellen.

Digitized by Google

Durch den Canalis neurentericus biegen Ectoderm und Entoderm ineinander ein. Kein Thierembryo hat mir von diesen Verhältnissen so klare Bilder geliefert, wie die vorliegende menschliche Keimscheibe (Fig. 6). Der Canal durchsetzt die Keimscheibe in senkrechter Richtuug zu ihrer Fläche und hat ein Lumen von $0 \cdot 024^{mm}$ Durchmesser, so dass also Amnios und Dottersackhöhle in weit offener Verbindung mit einander durch ihn stehen.

In der Serie fand sich das Lumen auf vier Schnitten durch die ganze Dicke des Keimes durchgehend. In Fig. 7 und 8 sind die medianen Stücke von zwei derselben bei stärkerer Vergrösserung dargestellt. Fig. 7 ist die mittlere Partie der Fig. 6 und entspricht etwa der Mitte des Canalis neurentericus, Schnitt Fig. 8 fiel näher seinem vorderen Umfang. Die histologische Erhaltung der Schnitte war völlig so schön, wie die wohl gelungener Praeparate von Thierkeimscheiben. Auch Theilungsfiguren waren, wie bei ganz frisch conservirten Keimen, schön und in grosser Menge erhalten.

Nun sieht man (Fig. 7, 8) den Ectoblasten, unter Beibehaltung seiner dicken Beschaffenheit, ventralwärts umbiegen, dann die Wand des Canalis neurentericus bilden, dann in's Entodermniveau einbiegen und hier nach kurzem Verlauf lateralwärts ziemlich plötzlich verdünnt mit dem einschichtig plattzelligen Entoderm in Continuität. Aeusseres und inneres Keimblatt stehen also hier in ununterbrochener Oberflächenverbindung, sie stehen hier aber nicht mit dem Mesoderm in Verbindung, auch weiter kranialwärts nirgends.

Die Verhältnisse am vorderen Umfang und vorn vom Canalis neurentericus ergeben eine nahe Beziehung des Ectoblasten zur Bildung der Chorda-Platte im Entodermniveau. Fig. 9 stellt einen Schnitt durch den vorderen Umfang des Canals dar; die vordere Canalwand ist schon flächenhaft angeschnitten, daher das Lumen nicht mehr im Schnitt getroffen, doch seitlich die Umbiegung der Grenzblätter in einander noch erkenntlich. Der nächste cranialwärts gelegene Schnitt zeigt die Umbiegung der Blätter nicht mehr, sondern einen diffusen Zusammenhang derselben in der Mitte der Keimscheibe, indem hier zahlreiche quer und schräg durchschnittene Zell- und Kerncontouren auftreten; der darauf folgende, in Fig. 10 dargestellte Schnitt lässt an seiner rechten Seite noch ein ähnliches Verhalten, an der linken aber schon eine scharfe Contour auftreten zwischen medianer Ectoblastplatte und der sogen. Chordaentoblastplatte. Letztere erscheint hier in derselben Dicke, wie die ins Entoblastniveau verlaufenden Hälften der Wand des Canalis neurentericus (Fig. 7 und 8) und entspricht der cranialwärts umgebogenen Partie desselben. Noch weiter cranialwärts wird die Contour zwischen Ectoblast und Chordaentoblast durchweg deutlich, der letztere wird allmählich einschichtig (Fig. 11), behält aber cubische bis

Digitized by Google

cylindrische Form seiner Zellen und bleibt stets dicht an die Bodenplatte der Medullarfurche angelagert.

Nach der hier vorhandenen Sachlage ist die blos cranialwärts vom Canalis neurentericus vorhandene Chordaentoblastplatte eine directe, cranial verlängerte Fortsetzung der vom Niveau des Ectoblasten in das des Entoblasten einbiegenden und hier allgemein eine Strecke weit die Beschaffenheit des Ectoblasten bewahrenden Wandschicht des Canalis neurentericus.

Danach kann für die Bildung der Chorda des Menschen nie der Mesoblast in Betracht kommen, sondern neben dem Entoblast nur der Ectoblast, ja letzterer wohl sogar in erster Linie. Ich kann mich nicht dazu entschliessen, die Wand des Canalis neurentericus, die hier eine kürzeste directe Umbiegung der Grenzblätter in einander ist und in auffälliger Weise den morphologischen Bau des Ectoblasten in das Niveau des Entoblasten trägt, nur deshalb zum Mesoderm zu rechnen, weil sie dessen Niveau durchläuft.

Die Oberflächencontinuität der Grenzblätter, die auf allen Schnitten vorhandene Trennung des vom Primitivstreifen ausgehenden Mesoblasten vom Vorder- und Seitenumfang des Canalis neurentericus und vom Chordaentoblasten, die Beibehaltung der Dicke des Ectoblasten entlang dem Canalis neurentericus bis ins Niveau des Entoderms sprechen nur zu Gunsten der Ableitung des Chordaentoblasten von einer directen Einstülpung des Ectoblasten. Meine Erfahrungen beim Meerschwein und Kaninchen — hier liegen die Verhältnisse schwieriger für die Entscheidung — würden sich hiermit wohl in Einklang bringen lassen. Die Befunde von F. Carius[1] und Strahl,[2] insbesondere die van Beneden's[3] scheinen mir zu derselben Consequenz führen zu müssen.

Es sei mir hier ein kurzer Excurs gestattet. Van Beneden hat auf dem letzten Anatomenkongresse (a. a. O.) die Ansicht vertreten, dass der sogen. Chordaentoblast gleichzeitig die Anlage der Chorda und des Darmepithels enthalte. Diese sehr ansprechende Auffassung würde die frühe ausserordentliche Breite des Chordaentoblasten, sein Missverhältniss zur Grösse des späteren Chordastranges einfach erklären, mit der relativen Enge des eben geschlossenen Darmrohres sowie dem der Chorda und dem Darm gemeinsamen, weit überwiegenden Längenwachsthum in gutem Einklange stehen. Ueber den letztgenannten Punkt wären allerdings detaillirtere Befunde noch sehr zu wünschen. Nur für die Auskleidung der Kopf-

---

[1] Ueber Entwickelung der Chorda und primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen. *Dissertation.* Marburg 1880.

[2] *Anatomischer Anzeiger*, 1888. S. 740 ff.

[3] *Ebenda.* S. 707—714..

darmhöhle würden jedenfalls mehr Zellen in Anspruch zu nehmen sein, als aus der Platte des Chordaentoblasten ohne Schwierigkeit ableitbar wären. Doch dienen ja auch hier blos die dorsalsten Theile zur Bildung des digestiven Abschnittes, die ventraleren Theile entwickeln die Respirationsorgane. Deswegen könnten auch in der Kopfdarmhöhle die Theile des Chordaentoblasten für die Darmbildung genügen. Es ergäbe sich dann eine Trennung des Ursprunges der Respirationsepithelien von denen des eigentlichen Verdauungstractus und ein ursprünglich dichteres Beisammenliegen der Anlagen für den Respirations- und Circulationsapparat in seitlichen Theilen des Keims, auf das auch anderweitig die Function des Dottersackes und das Auftreten des Blutes in seiner Wand hinweisen würde. Consequenter Weise könnte dort, wo kein Chordaentoblast existirt, nämlich hinten vom Canalis neurentericus, sich kein wirklicher Darm anlegen. Einen mehr respiratorischen Abschnitt haben wirklich die meisten Thiere hier vom Dottersack aus in die Allantois entwickelt und diese könnte danach als ein durch besondere Differenzirung eigenthümlich umgewandeltes Stück Dottersack betrachtet werden. Zwischen ihr und dem eigentlichen Ende des Darmes aber schaltet sich der Harnweg ein, kommt also auch später kein digestiver Abschnitt zur Entwickelung. Strahl[1] fand die Stelle der Aftermembran, damit die Endstelle des digestiven Rohres, im hinteren Bereich des Primitivstreifens. Von ihrer Lage scheint mir für die besprochene Frage viel abzuhängen, ebenso von dem definitiven Schicksal des Primitivstreifens, das noch ungenügend bekannt ist. —

Am Kopfende des Keimes war ein Stück Kopfdarm vom Dottersack abgetrennt (Fig. 12, *Kd*). Die allervordersten Schnitte, welche die Kopfdarmhöhle noch trafen, zeigten in ihrer Wand zwei von niedrigen epithelähnlichen Zellen ausgekleidete Lumina an der Stelle der Chordaentoblastplatte symmetrisch neben einander. Bei 13 tägigen Meerschweinkeimscheiben findet sich thatsächlich gleichzeitig mit den von Carius[2] und mir[3] erwähnten Verdoppelungen am hinteren Chordaende und ähnlich der Form, die ich im Kopffortsatz fand, aber kleiner, eine Verdoppelung der Chordahöhle vor, die leicht zu sehen ist. Ausserdem hängt hier zum Unterschied gegen die mittleren Partien diese vorderste Chorda-

---

[1] H. Strahl, Zur Bildung der Cloake des Kaninchenembryos. *Dies Archiv*, 1886. S. 150.

[2] Carius, a. a. O.

[3] *Anatomischer Anzeiger*, 1888, S. 314: „Ueber die Entwickelungsvorgänge vom Knoten aus in Säugethierkeimscheiben.“ — van Beneden's (a. a. O.) Bemerkung, dass die Auffaltung des Chordaentoblasten in der Mitte der Längsaxe zuerst auftritt, trifft auch beim Meerschweinchen zu. Gleichzeitig damit, oder schon vorher trennt sich hier der Mesoblast aber scharf ab.


Digitized by Google

abtheilung beim Meerschweinchen mit dem Mesoblasten zusammen. Dieses konnte ich bei der menschlichen Keimscheibe nicht mit der wünschenswerthen Sicherheit finden, weil die Schnitte dieser Gegend schon sehr tangential fielen.

Die Besprechung des nach hinten vom Canalis neurentericus befindlichen Restes der Keimscheibe fügt sich zweckmässig erst nach einigen Bemerkungen über den allgemeinen Verlauf des Mesoderms an. Die Innenseite des Chorions, sowie die Aussenseite des Amnios und Dottersackes hatten continuirlichen Mesodermüberzug. Nirgends lagen überhaupt Ectoblast und Entoblast, abgesehen von der Gegend des Chordaentoblasten, zusammen; ein Proamnios im Sinne van Beneden's und Julin's war keinesfalls vorhanden. Zwischen den freien Mesoblastflächen, weitaus den grössten Theil des Binnenraumes des Eies ausmachend, fand sich die mit Flüssigkeit gefüllte, periembryonale Mesodermspalte. Ob vereinzelte Stränge embryonalen Gallertgewebes darin meiner Beobachtung entgangen sind, vermag ich nicht zu sagen. Solche würden eventuell für die Art der Entstehung dieser Spalte von Wichtigkeit sein. Die Mesoblastlage des Chorions ist mehrschichtig und trägt den Typus embryonalen Gallertgewebes sehr ausgesprochen.

An der Peripherie der Keimscheibe hört die Mesodermspalte fast durchweg auf, indem hier die vom Amnios und Dottersack herkommenden Mesodermlagen unter flachem Winkel entlang der Grenzfurche (Fig. 6. 11—16 *g*) verschmelzen und in eine fast überall solide Mesodermplatte übergehen, die zwischen die Grenzblätter der Keimscheibe selbst eingeschoben ist, seitlich und vorn vom Canalis neurentericus, entlang den lateralen Grenzlinien des Chordaentoblasten, mit verdicktem, freien Rande aufhört (Fig. 12—16), hinten vom Canalis neurentericus aber in den Ectoblasten des Primitivstreifens in zu erörternder Weise übergeht. Die Einfaltung des Ectoblasten um den Canalis neurentericus in den Entoblasten ist völlig getrennt von der entlang der Primitivrinne in den Mesoblasten.

Nur eine beschränkte Zahl von Schnitten hinter dem Canalis neurentericus trafen den Primitivstreifen quer (Fig. 17). Die caudaleren, in der ventral umgebogenen Partie enthaltenen Theile wurden successive schräger bis flächenhaft getroffen. Schliesslich traten Schälschnitte der Ectoblastlippen (Fig. 18 *l*), mit Querschnitten des allercaudalsten Endes der Primitivrinne, welches auf der dorsalen Seite des Bauchstiels ausläuft, gleichzeitig auf (Fig. 18 *pr*).

So waren nur die vordersten, noch queren Schnitte des Primitivstreifens für das Studium des Blätterverlaufes brauchbar; auch diese boten nicht immer unzweideutige Bilder. Doch zeigten sie die Einbiegung des Ectoblasten neben der Primitivrinne in den Mesoblasten, einzelne aussserdem, wie Fig. 21

Digitized by Google

und Fig. 22 (= Mitte der Fig. 17) links durchgehende Doppelcontouren in der Fortsetzung der Primitivrinne in die Mesodermplatte hinein, deren Kerne dann ausser durch den fast an allen Schnitten befindlichen kernlosen Streif auch durch eine scharfe Contour eine Strecke weit in zwei Lagen getrennt erschienen. Die dem Entoderm nähere dieser Lagen ist die dünnere, einschichtige und schwillt in der Medianlinie zu einem kleinen Wulst von dreieckigem Querschnitt an, dessen Spitze sich zwischen die Ectodermlippen der Primitivrinne einschob (Fig. 21 *w*), dessen Basis nicht immer scharf gegen das Entoderm abgegrenzt erschien.

Es bleibt übrig, noch solchen Stellen besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden, an denen die Anlagen des Herzens, der Gefässe und des Blutes auftreten.

Gefässendothelröhren fanden sich nirgends in der Keimscheibe. Auch an der Stelle, wo man die primitiven Herzanlagen erwarten würde, fanden sich nur ganz vereinzelte Zellen, die aus dem festeren Continuitätsverbande der Keimblätter (vielleicht in Folge einer Verletzung) ausgetreten zwischen Mesoderm und Entoderm lagen. Nahe denselben trat eine Spalte von wechselnder Weite und Gestalt (Fig. 23 *p*) im Mesoblasten der Keimscheibe selbständig auf, in deren nächster Umgebung zahlreiche Theilungen lagen. Nur auf einem Schnitte fand ich eine sehr schmale Verbindung dieser Spalte mit der periembryonalen Mesodermhöhle. Auffallen muss, dass diese primitive Entwickelungsstufe des Herzens zusammenfällt mit einer vollkommenen Abschnürung des vordersten Kopfendes vom Dottersack.

Aeusserst lückenreichen Mesoblast zeigten einige Partien des Bauchstieles und die distale Hälfte des Dottersackes. Einzelne der Lücken hatten eine glatte Auskleidung durch sehr flache Zellen, wie die von embryonalen Endothelien. Blutanlagen fanden sich ausschliesslich in der Wand des Dottersackes.

Die Eigenthümlichkeit des Mesoderms an der Oberfläche desselben hängt eng mit der Blutbildung zusammen. Das Mesoderm verhält sich ungleich: in dem an die Keimscheibe stossenden Drittel des Dottersackes behält es eine ein-, höchstens zweischichtige, gleichmässig, hautartig dünne Beschaffenheit. In den distalen zwei Dritteln des Dottersackes ist es sehr wechselnd dick, buckelig oder strangförmig an der freien Oberfläche vorspringend, wodurch diese Dottersackpartie das rauhe, schon von His und Anderen auf Gefässbildung bezogene Ansehen erhält (Figg. 2, 6). Die Vorbuchtungen der Oberfläche sind fast sämmtlich durch Zellstränge bedingt, die zwischen Entoderm und äusserster Schicht des Mesoderms eingeschaltet, aber mit dem Mesoderm enger als mit dem Entoderm verknüpft erschienen. Eine Differenzirung ihrer Elemente zeigte sich insofern, als innerhalb einer äussersten Lage platter Zellelemente eine Füllmasse gleich-

Digitized by Google

artiger, rundlicher, junger Blutkörperchen mit stark diffus sich färbenden, vielfach auch in Theilung befindlichen Kernen und hellem Zellleib sich vorfand. Der Dottersack hatte eine starke, quer zur Längsaxe des Keimes verlaufende Einschnürung an der distalen Seite, wie His[1] sie schon an seinem Embryo VI (*SR*) fand (vgl. Figg. 2 und 3).

In der Altersreihe bisher bekannter menschlicher Embryonen wäre der beschriebene einzureihen zwischen Embryo XLIV und VI von His, denen er sich ungezwungen anschliesst. Seine in jeder Hinsicht sehr schöne Erhaltung, der grosse Reichthum an gut erhaltenen Theilungsfiguren dürfte dafür mitsprechen, dass er normal entwickelt war.

Rückblick und Erwägungen.

Aus der vorangehenden Beschreibung verdienen einzelne Punkte noch eine besondere Besprechung. Indem ich absehe von eigenthümlichen Details der Keimscheibe selbst, wie der Weite des Canalis neurentericus, dem Geschlossensein des vordersten Kopfdarmabschnittes vor Auftreten der Urwirbel und bei kaum vorhandenen Herzendothelien, der starken ventralen Krümmung der Primitivstreifenregion, eine Coincidenz, die wohl eine Eigenthümlichkeit menschlicher Keimscheiben sein dürfte, beabsichtige ich hier nur folgende allgemeinere Verhältnisse behufs einiger Folgerungen hervor zu heben: 1) Die ausserordentliche Weite der periembryonalen Mesodermspalte, die den grössten Theil des Chorionbinnenraumes einnahm und die dabei bestehende relative und absolute Kleinheit des Embryonalgebildes; 2) die primitive Entwickelungsstufe der Keimscheibe bei allgemein sehr vorgeschrittener Bildung der engeren Adnexa, nämlich Vollendung der Bildung von Amnios und Dottersack, sowie der mesodermatischen Verbindung der Keimscheibe vom Knopf des Primitivstreifens aus zum Chorion; 3) die dabei sehr massige Entwickelung aller Gebilde des Ectoblasten und Mesoblasten.

Durch diese Punkte scheinen mir folgende Rückschlüsse auf frühere Entwickelungsstufen des menschlichen Eies mit grosser Sicherheit begründet.

Zunächst weist das Missverhältniss zwischen Grösse des Dottersackes und des Chorions darauf hin, dass die Wände beider, die doch ursprünglich an einander gelegen haben müssen, sich zu einer Zeit von einander getrennt haben, als das Ei noch sehr klein gewesen ist. Da der

---

[1] His, *Anatomie menschlicher Embryonen*, Heft 1. 1888. S. 143. Vgl. auch dort Heft 2, S. 7 die Tabelle.

Digitized by Google

Dottersack seither noch gewachsen sein muss, um die im vorliegenden Falle vorhandene Grösse von 1·4^{mm} Durchmesser zu erreichen (die Theilungen in seiner Wand, seine Bestimmung zur Blutbildung, die fortdauernde Grössenzunahme in den nächstweiteren Entwickelungsperioden beweisen thatsächlich, dass er im Wachsthum begriffen ist), — so kann zur Zeit der Trennung des Dottersackes vom Chorion das ganze Ei kaum die jetzt vorhandene Grösse des Dottersackes gehabt haben; sein Durchmesser dürfte vielleicht um 1^{mm} geschwankt haben.

Das Mesoderm aber muss um diese Zeit schon allenthalben vorhanden gewesen sein zwischen Entoblast und Chorion und auch seine Spalte muss schon aufgetreten sein, da niemals soweit meine Kenntnisse reichen, aneinanderliegende Flächen der Grenzblätter auseinanderweichen, ehe Mesoderm resp. die Mesodermspalte zwischen sie hineingedrungen ist. Daraus folgt weiter, dass zur Zeit der ersten Anlage des Mesoderms das menschliche Ei noch kleiner gewesen sein muss.

Diese Erwägung, ferner das frühe Geschlossensein des Amnios und Ausgewachsensein der Allantoisanlage, die Mehrschichtigkeit des Ectoblasten in früherer Zeit im Bereich der Keimscheibe weisen darauf hin, dass das menschliche Ei sich in früher Zeit nicht nach dem Typus entwickelt, wie das des Kaninchens oder des Hundes.

Gerade diese Merkmale der Unterscheidung von letzteren kommen dem Ei des Menschen und dem derjenigen Thiere gemeinsam zu, welche die scheinbare Blätterumkehr zur Entwickelung bringen.

Als Aehnlichkeit beider liesse sich nämlich aufführen:

1. die frühe, bei sehr primitiver Entwickelungsstufe der Keimscheibe und allgemeiner Kleinheit des Eies vollendete Amniosbildung;

2. die sehr ausgedehnte, ebenfalls sehr frühe Bildung des Mesoderms, besonders am hinteren Ende des Primitivstreifens zur Allantoiswurzel;

3. die Mehrschichtigkeit des Ectoblasten im Bereich der Keimscheibe in früher Zeit;

4. das erhebliche (wohl überhaupt immer coincidirende) Ueberwiegen der ectoblastischen und mesoblastischen Massen, gegenüber der spärlicheren Entwickelung des Dottersack-Entoblasten.

Die grosse Weite der zunächst bloss periembryonal bestehenden Mesodermspalte der menschlichen Keimscheibe ist bei Thieren mit Keimblattumkehr mit der sogenannten Interamnioshöhle gegeben. Ferner ist auch das Zusammentreffen der diesen Raum begrenzenden, vom Amnios und vom Entoderm herkommenden Mesodermlagen (also Cutisblatt und Darmfaserblatt) zu einer nicht gespaltenen Mesodermlage im Bereich der Keimscheibe in beiden Fällen in gleicher Weise vorhanden.

Digitized by Google

Bemerkung. Thatsächlich finden sich die letzteren Verhältnisse beim Meerschweinchen; ähnlich und durchaus verständlich stellen die Abbildungen Fraser's[1] die Mesodermschichten im Rattenei dar. Dagegen setzt sich Selenka[2] durch seine Darstellung des Verlaufes der Mesodermschichten beim Meerschweinchen[3] mit den Befunden von Hensen,[4] meinen eigenen Erfahrungen, und in gleicher Weise, bezüglich der Ratte[5], mit den Angaben Fraser's in Widerspruch. Betreffs der Mäuse[6] macht Selenka ähnliche Darstellungen über den Mesodermverlauf wie bei vorgenannten Thieren. Leider liegen mir von anderen Autoren keine Befunde betreffs der Mäuse aus diesen Entwickelungsstadien vor, die zum Vergleiche hier herangezogen werden könnten.

Ich beschränke mich auf die Besprechung der Selenka'schen Angaben über das Meerschweinchen, über dessen Verhältnisse mir eigene Erfahrungen zu Gebote stehen. In Fig. 75 lässt Selenka die Wand seiner Interamnioshöhle aus drei Blättern bestehen, die in der Richtung von innen nach aussen nach ihm sein sollen: Cutisblatt, Darmfaserblatt, Entoderm. Ich finde in Uebereinstimmung mit Hensen, im Gegensatz zu Selenka, vor Auftreten des Gefässblattes bloss eine Mesodermschicht nach innen vom Entoderm und aussen um die sogenannte Interamnioshöhle, nämlich das Darmfaserblatt. Später tritt zwischen diesem und dem Entoderm das Gefässblatt auf. Mir scheint nun, dass Selenka irrthümlich das wirkliche Darmfaserblatt als Cutisblatt (somatisches Mittelblatt), das Gefässblatt aber irrthümlich als Darmfaserblatt angesehen hat.

Auf die Erwägung obiger Thatsachen hin dürfte wohl folgendes noch zur Erklärung der Vorgänge im menschlichen Ei herangezogen werden. Nach den klaren Ausführungen von Heape[7] leitet sich beim Maulwurf die Einstülpung des Keimhügels in die Keimhöhle, welche die scheinbare Blätterumkehr zur Folge haben kann, ein, um sich sehr bald wieder auszugleichen, so dass weiterhin das Ei ähnlichem Typus der Entwickelung wie das des Kaninchens folgt. Bei den Mäusearten bildet sich zu-

[1] Fraser, On the inversion of the blastodermic layers in the rat and the mouse. *Proceedings of the Royal Society of London*. 1882. p. 430 ff.

[2] Selenka, *Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere*. Heft 3. 1884.

[3] A. a. O. Fig. 75 auf Taf. XVI.

[4] Hensen, Beobachtungen u. s. w. *Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte*. Bd. I. Taf. XII, Fig. 76.

[5] Selenka, a. a. O. Taf. XIV, Fig. 32.

[6] *Derselbe*, Taf. XV, Fig. 40. 41. 42.

[7] W. Heape, The development of the mole. *Quarterly Journal of mikroscopic science*. 1883, July. p. 36 ff.

Digitized by Google

nächst nach den Befunden Kupffer's,[1] Selenka's,[2] Biehringer's[3] die scheinbare Blätterumkehr aus, besteht eine Zeit lang; nachdem sich aber der Dottersack allmählich vollkommen an der ventralen Seite geschlossen hat, zieht sich die Embryonalanlage aus ihrer Einsenkung in den Dottersack wieder heraus und dann unterscheidet sich das Ei dieser Thiere bezüglich des Blätterverlaufes auch nicht mehr wesentlich von dem der Thiere ohne sogenannte Keimblätterumkehr, auch nicht von dem des Menschen.[4] Die Lage der Keimblätter beim Menschen würde sich also unter allen Umständen mit der Ansicht vertragen, dass hier in früher Zeit der Process, der zur Keimblattumkehr führt, eingeleitet worden sei; ihre vielen Aehnlichkeitspunkte mit solchen Embryonalgebilden, die unzweifelhaft unter seiner Begleitung entstanden sind, spricht geradezu dringend zu Gunsten dieser Entwickelungsart des menschlichen Eies. Ein Entwickelungsmodus nach dem Schema der Eier mit Blätterumkehr würde wesentliche Eigenthümlichkeiten menschlicher Eier ganz ungezwungen erklären. Bezüglich aller Einzelheiten müssen neue Thatsachen abgewartet werden; da hierfür Eier von sehr geringer Grösse nothwendig sein werden, dürfte die Schwierigkeit, sie zu finden, eine gesteigerte, die genaue Untersuchung selbst kleiner morphologischer Elemente der Abgänge verzögerter Menstruation gesunder Frauen unerlässlich, aber vielleicht häufiger erfolgreich sein, als man von vornherein denkt.

[1] C. Kupffer, Das Ei von Arvicola arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben. *Münchener Sitzungsberichte*. 1882.

[2] E. Selenka, Keimblätter und Gastrulaform der Maus. *Biologisches Centralblatt*, Bd. II, Nr. 18.

[3] Biehringer, Ueber die Umkehrung der Keimblätter bei der Scheermaus. *Dies Archiv*, 1888, S. 279.

Kiel, den 10. September 1888.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XI.)

Allgemein durchgehende Buchstabenbezeichnung.

am' = Amnioshöhle;
am = Amnioshaut;
b = Blutanlagen;
d = Dottersack;
ch = Chordaentoblast;
ek = Ectoblast;
en = Entoblast;
f = Medullarfurche;
me = Mesoblast;
p = Pericardspalte;
pr = Primitivrinne;
n = Canalis neurentericus;
r = ringförmiger Wulst um den Canalis neurentericus;
ct = Cutisblatt;
df = Darmfaserblatt;
md = Medullarplatte;
kd = Kopfdarmhöhle;
g = periembryonales Ende der Mesodermhöhle.

Alle Contouren sind nach dem Bilde der Camera lucida gezogen.

Die hinter der laufenden Figurennummer eingefügten Zahlen bedeuten die Nummer des Schnittes in der Serie, von dem die Zeichnung stammt. Die vier vordersten Tangentialschnitte des Kopfes ungerechnet, betrug die Gesammtschnittzahl bis zum Ende der Epithelhöhlen dicht am Chorionansatze 173. Caudalere Schnitte tragen höhere Nummern als cranialere. Die Schnittrichtung lief annähernd quer zur Längsaxe der Keimscheibe. Doch genügte ihre geringe Abweichung von der reinen Queraxe, um an Stellen plötzlicher Aenderung in der Wölbung der Medullarplatte eine Asymmetrie in einzelnen Schnitten vorübergehend hervortreten zu lassen.

Fig. 1 stellt ein Stück des Querschnittes einer Chorionzotte dar. Ihre ectodermatische Hülle besteht aus einer äusseren Lage, platter, durch Carmin gefärbter Zellen *a*, mit härchenförmigem Besatz an der freien Fläche *e* und einer inneren Lage von mehr rundlich kubischen Zellen *i*, die reine Kernfärbung zeigen. Innen von dieser Hülle finden sich sternförmige Zellen des mesodermatischen Gallertgewebes *me*.

Figg. 2 und 3 sind Seitenansichten des Embryonalgebildes, Fig. 2 bei blos auffallendem Licht, Fig. 3 bei gleichzeitig durchfallendem Licht; *s* = Innenfläche des

Digitized by Google

Chorions; bei *t* hängt das Embryonalgebilde mit dem Chorion zusammen. Die Furche *g* bildet die Grenze zwischen Amnios und Dottersack, dem Umriss der Keimscheibe entsprechend; ihre vertiefte Stelle, bei *e*, ist in beiden Figuren sichtbar. In Fig. 3 ist die Dorsalcontour der Keimscheibe *K* im Amniossack sichtbar. Die besonders in Fig. 1 deutliche marmorirte Beschaffenheit der distalen Partien des Dottersackes, die auch ein wenig auf die angeheftete Partie zwischen *e* und *t* übergreift, ist durch Blut- und Gefässanlagen bedingt. Die freie Seite des Dottersackes zeigte von Anfang an die bei *d* befindliche Einschnürung. Im Ganzen aber hatte der Dottersack die hier gezeichnete, in sagittaler Richtung etwas verkürzte Form erst bei der Praeparation angenommen. Der beistehende Pfeil giebt die beim Mikrotomiren eingehaltene Schnittrichtung an. Das Chorion ist künstlich in die vorstehende Lage zum Embryonalgebilde gebracht und darin durch Härtung fixirt worden.

Fig. 4. Dorsalansicht der Keimscheibe. Die Zeichnung wurde (ebenso wie die Fig. 5) bei intactem, durch Terpentin transparent gemachtem Amnios vor Aufhellung der Keimscheibe selbst und darauf aufallendem Lichte entworfen. Bei *g* markirt sich die Umschlaglinie des Amnios in die Keimscheibe; das hintere Ende der letzteren trägt die Primitivrinne *pr*; vor ihr ist der etwa kartenherzförmige Eingang in den Canalis neurentericus *n*.

Fig. 5. Dorsalansicht der Keimscheibe von oben und rechts. Die ventrale Biegung der Primitivrinnenregion markirt sich deutlicher.

Schnitte.

Fig. 6. (Nr. 106). Querschnitt mitten durch den Canalis neurentericus, Amnios und Dottersack, den Blätterverlauf zeigend. Der Dottersack zeigt blos an der distalen Hälfte eine durch Gefässbildungen verursachte, grössere Wanddicke. Die dort als runde Lücken dargestellten Theile sind mit Endothel ausgekleidete Gefässröhren. Sie waren meist mit jungen Blutkörperchen vollgepfropft. Letztere sind absichtlich nicht mitgezeichnet worden. Die Weite der Gefässe nimmt in der distalsten Partie des Dottersackes zu. Der Dottersack zeigt auf der einen Seite eine Verletzung, die durch eine Punktlinie geschlossen wird.

Fig. 7. Die Mitte der Keimscheibe des vorigen Schnittes stärker vergrössert, die Umbiegung des Ectoblasten in den Entoblasten, die Trennung des Mesoblasten von den Grenzblättern demonstrirend.

Fig. 8. (Nr. 105.) Der cranial folgende ähnliche Schnitt.

Fig. 9. (Nr. 104.) Der Schnitt traf die craniale Wand des neurenterischen Canals in der Mitte, bei ×, schon flächenhaft; seitlich erkennt man noch die Umbiegung des Ectoblasten in die Anlage der Chordaentoblastplatte *ch'*.

Fig. 10. (Nr. 103.) Links werden die beiden Schenkel der neurenterischen Umbiegung schon getrennt gesehen; rechts trat dies erst auf den nächstfolgenden cranialeren Schnitten ein; damit ist dann die Chordaentoblastplatte *ch'* vollkommen vom Ectoblasten getrennt.

Digitized by Google

Fig. 11. (Nr. 40.) Schnitt vorn von der engsten Stelle der Keimscheibe. Chordaentoblast in dichter Anlagerung an den Ectoblasten, einschichtig.

Figg. 12—16 zeigen bei derselben Vergrösserung wie Fig. 6 verschiedene Gestaltung der Querschnittsbilder in cranialer Aufeinanderfolge. Der Dottersack ist weggelassen.

Dieselbe Vergrösserung ist in Figg. 17—20 eingehalten, welche Querschnitte aus der Primitivstreifenregion und dem Schwanzstiel darstellen.

Fig. 12 (Nr. 102).

Fig. 13. (Nr. 74.) Links zeigt der Mesoblast eine kleine Höhle *h*, als ob ein Urwirbel entstehen wollte; rechts eine schmale Spalte anscheinend in Verbindung mit dem periembryonalen Mesodermraum.

Fig. 14. (Nr. 64.) Schnitt an der Grenze, wo die eingeengte Stelle der Keimscheibe in die stärkere Wölbung der Kopfplatten übergeht. Die linke Seite der Zeichnung lag caudaler als die rechte. Die scheinbar ungleiche Dicke des Ectoblasten im Schnitt rührt von der Modellirung der Keimscheibe her.

Fig. 15. (Nr. 32.) Schnitt durch die breiteste Stelle der Kopfplatten. Tendenz zum Darmschluss.

Fig. 16. (Nr. 24.) Caudalster Schnitt, auf dem die Kopfdarmhöhle noch geschlossen war. Cranialer gelegene Schnitte zeigten den Darm ganz vom Dottersack durch Mesoderm getrennt.

Fig. 17. (Nr. 131.) Querschnitt durch die Gegend des Primitivstreifens; Dottersack schon sehr verengt. Mesodermplatten der Keimscheibe im Primitivstreifen mit dem Ectoblasten in Verbindung (vgl. Fig. 22).

Fig. 18. (Nr. 147.) Dieser Schnitt traf tangential die Lippen *l*, der abwärts umgebogenen Partie der Primitivrinne *pr'* und gleichzeitig quer einen caudalsten Theil derselben *pr*, auf der Dorsalseite des Bauchstiels. Ventral davon liegt die röhrenförmige, mit Cylinderzellen ausgekleidete, caudale Fortsetzung der Entoblasthöhle. Die Mesoblastmasse darum erscheint vermehrt. Die Grösse der Amnioshöhle erklärt sich aus den in Fig. 3 dargestellten Verhältnissen.

Fig. 19. (Nr. 155.) Sowohl Amnios als Dottersackhöhle erscheinen erheblich verengt, dafür die dazwischen eingeschobene Mesodermmasse (Allantoisgewebe) stark vermehrt.

Fig. 20. (Nr. 160.) Schnitt sehr nahe dem Chorion, zeigt dieselben Verhältnisse noch weiter ausgebildet.

Fig. 21. (Nr. 129.) Schnitt durch den Primitivstreifen, stärker vergrössert. Der Ectoblast biegt neben der Primitivrinne in die ihm zunächst anliegende Mesoblastlage ein. Die Kerne des Mesoblasts sind durch einen kernlosen Streifen *z*, auch wohl durch eine sich bald verlaufende Contour in zwei Lagen geschieden. Die dem Entoblasten


Digitized by Google

anliegende, einschichtige derselben wurde in der Mitte dieses Schnittes nicht vom Entoblasten getrennt gesehen. Sie erschien hier wulstig verdickt, *w*. Der Schnitt war ausnahmsweise sehr dünn.

Fig. 22 (Nr. 131) ist die Mitte der Fig. 17, stärker vergrössert. Besonders ist links die Trennung der Mesoblastlagen durch eine von der Primitivrinne ausgehende Contour angedeutet. Entoblast und Mesoblast waren nicht deutlich im Zusammenhang.

Fig. 23. (Nr. 81.) Auftreten der Pericardspalte, *p*, daneben einige lockere Zellen zwischen Meso- und Entoblast.

Digitized by Google

Beiträge zur Kenntniss des Baues des Oesophagus und der Haut.

Von

Prof. H. Strahl
in Marburg.

(Hierzu Taf. XII.)

I. Oesophagus.

In den anatomischen und histologischen Lehrbüchern und Abhandlungen findet sich über den Bau des Oesophagus beim Menschen ziemlich allgemein die Angabe, dass die Tunica propria gegen das Epithel in kegelförmigen Papillen vorspringt.

Nur von wenigen Autoren sind vergleichend-anatomische Mittheilungen über das Verhalten der Oesophagus-Schleimhaut gegeben und diese schliessen sich, was die Säugethiere anbelangt, dem für den Menschen Festgestellten an.

Vom Oesophagus des Menschen sagt Henle (3, S. 46): „Die Fläche, die sie (die Tunica propria) diesem Epithelium zuwendet, ist mit langen und verhältnissmässig feinen in unregelmässigen Längsreihen geordneten Papillen besetzt. Die freie Oberfläche des Epithelium ist eben und nur, wenn die oberen Zellenlagen desselben verloren gegangen sind, zeigen sich den Papillen entsprechende, mit freiem Auge wahrnehmbare Hervorragungen.

Kölliker (4, S. 393). Die eigentliche Schleimhaut, im Mittel von $0{\cdot}67^{mm}$, besitzt zahlreiche kegelförmige Papillen von 90—110 μ Länge.

Leydig (7) gibt vergleichend-anatomische Notizen. Vom Menschen sagt er (a. a. O. S. 292): Die Schleimhaut des Oesophagus besteht aus einem geschichteten Plattenepithel und dem bindegewebigen, sich in Papillen erhebenden Corium.

Ebenda S. 304, vom Schlund der Wirbelthiere: Sonst erscheint die Mucosa des Schlundes bei Fischen, Reptilien, vielen Vögeln und Säugern

Digitized by Google

entweder ganz glatt oder, wenn sie sich in Papillen verlängert, so machen diese die Innenfläche des Oesophagus nicht höckerig, sondern bleiben unter dem Epithel versteckt liegen. — Beim Haushahn erblickt man längere Papillen, die indessen bei genauerer Untersuchung nach Entfernung des Epithels durch Kalilauge als dünne, mit Gefässen versehene Faltenzüge erkannt werden.

Krause (5, S. 205) Frey (1, S. 509), Gegenbaur (2, S. 480) Langer (6, S. 408) Toldt (9, S. 426) Stöhr (8, S. 125) geben sämmtlich übereinstimmend an, dass beim Menschen die Schleimhaut kegelförmige Papillen der Tunica propria gegen das Epithel zeigt.

Bei Thanhoffer endlich (12, S. 152) finde ich eine Mittheilung, nach welcher Frank das Vorkommen von Leisten auf der Oberfläche des Oesophagus beim Rind auf Bindegewebsleisten in der Tiefe zurückführt.

Vergleichende Untersuchungen über den Bau des Oesophagus haben nun ergeben, dass diese übliche Annahme zwar für den Menschen und für eine Anzahl grösserer Säugethiere innerhalb gewisser Grenzen richtig ist, für eine andere Gruppe von kleineren Thieren dagegen nicht zutrifft. Die vorkommenden Unterschiede fallen, soweit die Untersuchungen bis jetzt reichen, zusammen mit den Grössenverhältnissen der betreffenden Thiergruppen.

Während bei den kleinsten der untersuchten Thiere die Grenze der Tunica propria gegen das Epithel eine ganz gleichmässige ist, findet man bei einer zweiten Gruppe zwar Erhebungen und Vertiefungen der Tunica propria vor. Diese bestehen jedoch nicht in kegelförmigen Vorsprüngen der Tunica, sondern in der Längsrichtung des Oesophagus entsprechenden Leisten; und erst bei den grösseren Säugethieren finden sich auf dem Kamm dieser Leisten dann noch kegelförmige Erhebungen vor, neben welchen eventuell zapfenförmige Vorsprünge des Epithels nach unten vorkommen können.

Die Untersuchung der betreffenden Gebilde ist auf Verfertigung von Durchschnitten durch die erhärteten Organe angewiesen. Es wurden die verschiedensten Erhärtungsmethoden zur Anwendung gebracht, und erwiesen sich dieselben speciell für den vorliegenden Zweck in gleichem Grade brauchbar; ebenso ergab die weitere Behandlung und Färbung nach den verschiedensten Richtungen brauchbare Resultate. Da, wo bei den Untersuchungen etwa besondere Behandlung erforderlich war, ist dies im Text an der betreffenden Stelle angegeben. Die Durchschnitte wurden entweder aus freier Hand oder, wenn Serien nöthig, nach Einbettung in Chloroformparaffin mit dem Altmann'schen oder dem Schanze'schen Mikrotom angefertigt.

Digitized by Google

1. Oesophagus ohne Vorsprünge der Tunica propria.

Bei der Maus (es wurden untersucht mus musculus, weisse und graue Varietät) zeigen Querschnitte durch den mittleren Theil des Oesophagus, dass die Grenze der Tunica propria gegen das Epithel eine durchaus gleichmässige ist. In Fig. 2 ist ein solcher Schnitt dargestellt, der etwa die Hälfte des Oesophagus enthält: er ist einer Stelle nicht weit nach unten vom Pharynx entnommen. Die Grenze des Epithels gegen die Tunica propria ist, abgesehen von einigen groben Falten, glatt. Wenn die Wand des Oesophagus sich in Falten gelegt hat, so folgt die Grenze des Epithels gegen die Tunica propria an vielen Stellen den Faltungen der Oberfläche. An anderen ist dies nicht der Fall und ist dann der obere freie Rand des Epithels wellig, der tiefe gegen das Bindegewebe glatt.

Kleinere Vorsprünge, die als Durchschnitte von Papillen oder Leisten anzusehen wären, fehlen ganz.

Den gleichen Bau zeigt der Oesophagus von der Fledermaus. Während bei anderen der untersuchten Thiere Unterschiede in der Anordnung der Theile in verschiedenen Höhen des Oesophagus vorkommen, vermisse ich solche bei der Maus und Fledermaus.

2. Die Tunica propria des Oesophagus besitzt leistenförmige Vorsprünge gegen das Epithel.

Fertigt man durch die Mitte eines erhärteten Oesophagus von Cavia Querschnitte an, so findet man, dass die Tunica propria sich in einer ziemlich regelmässig wellenförmigen Linie gegen das Epithel abgrenzt (Fig. 14). Die nächstliegende Annahme für die Deutung dieses Bildes ist allerdings, dass es sich hier um kleine kegelförmige bindegewebige Papillen handelt, die gegen das Epithel vorspringen. Thatsächlich reicht aber ein solches Bild allein für die Beurtheilung des in Rede stehenden Objektes nicht aus, sondern eine genauere Untersuchung zeigt, dass die Vorsprünge auf dem Schnitt nicht durch kegelförmige, sondern durch leistenförmige Erhebungen der Tunica propria bedingt sind.

Verschiedene Untersuchungsmethoden führen zur Feststellung dieses Befundes. Am einfachsten erwies sich schliesslich, wenn von einem bestimmten Stück der Wand des Oesophagus, nachdem es in Paraffin eingebettet war, zuerst eine Anzahl von Querschnitten angefertigt wurde; dann wurde von demselben Stück eine Serie von Längschnitten hergestellt und schliesslich der Rest in eine Schnittreihe parallel der Oberfläche zerlegt. Bei dem Oesophagus der kleineren Thiere wurden auch die Querschnitte

Digitized by Google

einfach durch das uneröffnete, *in situ* erhärtete Organ gelegt. Nach Herstellung einer ausreichenden Serie von Querschnitten wurde dann der ganze Rest längs geschnitten. Dabei bekommt man dann sowohl Längs- als auch Flächenschnitte.

Auch Reconstructionen, z. B. nach Kastschenko's Methode, geben zuverlässige Resultate, doch ist dies eben angegebene Verfahren bei gleicher Sicherheit immerhin das einfachste.

Das Bild des oben beschriebenen Oesophagus-Querschnittes (Fig. 14) lässt selbstverständlich zwei Auffassungen zu: Die Bindegewebszacken *l* können entweder kleine Zapfen oder die Querschnitte von Leisten sein, welche parallel der Längsaxe des Oesophagus verlaufen.

Wenn ersteres der Fall, so muss man auf dem Längsschnitt die gleichen Zapfen zu sehen bekommen wie auf dem Querschnitt; und ein Flächenschnitt muss beim Vorhandensein von kleinen bindegewebigen Kegeln eine Fläche von Epithelzellen mit kleinen mehr oder minder rundlichen Bindegewebsfeldern zeigen (wie z. B. Fig. 16) Flächenschnitt vom Oesophagus des Rindes.)

Andererseits wird man bei dem Vorhandensein von einfachen Längsleisten bei einem Längsschnitt überall einen annähernd gleichmässigen Rand des Bindegewebes gegen das Epithel erwarten müssen, während auf einem Flächenschnitt Bindegewebe und Epithel an geeigneter Stelle als Streifen mit einander abwechseln müssen.[1]

Fig. 6 stellt einen Längsschnitt, Fig. 7 einen Flächenschnitt durch einen Meerschwein-Oesophagus dar.

In Fig. 6 ist die Grenze der Tunica propria gegen das Bindegewebe eine gerade Linie, Fig. 7 zeigt eine ganz regelmässige Abwechselung von Bindegewebs- und Epithelstreifen. Es kann demnach kein Zweifel sein, dass man es hier mit leistenförmigen Erhebungen der Tunica propria zu thun hat; in die Vertiefungen zwischen denselben greifen dann selbstverständlich entsprechende Leisten des Epithels ein.

Um zu erfahren, wie sich die Leisten in den verschiedenen Abtheilungen des Oesophagus verhielten, wurden ebenfalls vom Oesophagus des Meerschweines Querschnitte aus verschiedenen Höhen desselben Oesophagus mit einander verglichen. Fig. 3 stellt ein kleines Stück von der Wand eines Meerschwein-Oesophagus aus dessen oberstem Abschnitt, Fig. 4 einen gleichen etwa aus der Mitte, Fig. 5 einen ebensolchen dicht oberhalb des Magens dar. In dem am weitesten nach oben belegenen Schnitt fehlen die Leisten ganz (die zwei Vorsprünge auf der Figur sind keine solchen, sondern gröbere Falten) und ein Vergleich mit den anderen zwei Figuren

[1] Die gleichen Erwägungen haben auch neuerdings Blaschko (10) bei seinen Untersuchungen über die Haut geleitet.


Digitized by Google

ergiebt, dass die Höhe der Leisten in der Richtung von oben nach unten zunimmt, ein Umstand, der bei anderen Praeparatenreihen noch viel auffälliger hervortritt; im übrigen erscheint die Anordnung derselben aber auf den verschiedenen Durchschnitten nahezu die gleiche zu sein.

Ein gleiches Verhalten zeigt der Oesophagus des Kaninchens, des Hundes und der Katze. Auf den Querschnitten durch den Oesophagus des Kaninchens findet man die gleichen Vorsprünge wie bei Cavia (vergl. Fig. 8), dieselben sind oft nur klein; auch scheinen die Leisten nicht immer in ganz regelmässiger Weise die Längsrichtung einzuhalten. Man findet wenigstens an Längsschnitten hin und wieder kleine, unregelmässiger angeordnete Stellen an der Grenze der Tunica propria gegen das Epithel vor. Es würde für dies Vorkommen wohl die einfachste Erklärung sein, dass man annimmt, es handle sich entweder um kleine Krümmungen in den Leisten oder allenfalls um kleine Anastomosen zwischen denselben. Im Uebrigen sind die kleinen Vorsprünge in derselben regelmässigen Weise auf dem Querschnitt vorhanden, wie beim Meerschwein. Ausser diesen kleinen Falten zeigt der Querschnitt auch die bekannten stärkeren Einbuchtungen und Vorsprünge, an denen aber selbstverständlich die ganze Schleimhaut, Epithel und Bindegewebe, gleichmässigen Antheil hat.

Auch der Querschnitt durch den Oesophagus des Hundes verhält sich ganz ähnlich. Die Leisten erscheinen hier nur nicht ganz so regelmässig angeordnet, wie bei Kaninchen und Meerschwein (vergl. Fig. 10). Es kommen auf den Durchschnitten Stellen mit wenigen und kleinen Vorsprüngen und solche mit zahlreicheren und grösseren vor. Demgemäss sind auch namentlich das Bild der Flächenschnitte nicht so regelmässig als bei den eben genannten Thieren.

Beim Kaninchen und beim Hunde wurden auch bisweilen die erhärtenden Flüssigkeiten in das Innere des frischen Oesophagus eingespritzt, die betreffenden Stellen dann abgebunden und in die Härtungsflüssigkeit eingelegt. An den Querschnitten durch solche Stücke fehlen die Vorsprünge ganz, wie ein Blick auf Fig. 9 lehrt. Der Schnitt ist der Wand eines auf diese Weise behandelten Kaninchenösophagus entnommen. Die Grenze des Epithels nach unten ist völlig gerade, während an Controlpraeparaten durch andere Stellen des gleichen Oesophages die Leisten in gewöhnlicher Weise vorhanden sind. Die Epithelzellen erscheinen in ähnlicher Weise abgeplattet, wie man dies bei Blasenepithelien nach stärkerer Ausdehnung der Blase zu sehen bekommt.

Der Oesophagus des Hundes verhält sich bei gleicher Behandlung ganz entsprechend. Auch hier verschwinden die Falten nach Ausdehnung durch injicirte Flüssigkeit.

Digitized by Google

Auch die Praeparate vom Oesophagus der Katze zeigen im wesentlichen das gleiche Bild. Die Vorsprünge sind bei den mir vorliegenden Praeparaten nur sehr viel niedriger und stehen dichter, wie beim Hund. Der Oesophagus eines ganz jungen Kätzchens zeigte überhaupt noch keine Vorsprünge auf dem Querschnitte.

3. Oesophagus mit bindegewebigen Leisten der Tunica propria, denen kegelförmige, bindegewebige Papillen aufsitzen.

Die Praeparate vom Oesophagus der grösseren untersuchten Säugethiere zeigen, dass auch bei diesen die eben beschriebenen Falten der Tunica propria vorkommen, es sitzen denselben aber dann noch kegelförmige Bindegewebspapillen am oberen Rande auf. So verhält es sich beim Oesophagus des Menschen, des Pferdes und des Rindes.

Der Oesophagus des Menschen erscheint auf Durchschnitten nicht an allen Stellen gleich regelmässig gebaut. An einzelnen verhalten sich Leisten und Papillen sehr unregelmässig.

Es ist dies gewiss zum Theil wenigstens abhängig von Contractionszuständen oder vielleicht zufälligen Dehnungen; es lehren ja die oben beschriebenen Praeparate vom Oesophagus, der bei der Erhärtung zugleich ausgedehnt wurde, dass dies für das Aussehen der Oesophagus-Wand von wesentlichster Bedeutung ist.

Schneidet man geeignete Stücke des menschlichen Oesophagus quer, längs und parallel der Fläche, so erhält man ebenfalls beim Vergleich von Längs- und Querschnitt verschiedene Bilder, bei beiden aber jetzt kegelförmige Vorsprünge des Bindegewebes gegen das Epithel; also sind hier, wie die Autoren beschreiben, eigentliche Papillen vorhanden.

Der Längsschnitt (Fig. 14) kann sich, wenn man geeignete Stücke wählt, von dem Querschnitt (Fig. 15) dadurch unterscheiden, dass sein unterer Grenzcontour ein regelmässiger ist; beim Querschnitt verläuft die Grenzlinie mehr wellenförmig. Es rührt dieser Umstand daher, dass auf dem Querschnitt zugleich mit dem Durchschnitt der Papille auch der der Leiste erscheint, auf welchem die Papille aufsitzt, während diese beim Längsschnitt natürlich fehlt.

Zur Beurtheilung des Gesammtbildes sind die Flächenschnitte sehr wesentlich; wählt man in der Betrachtung einen solchen aus einer Reihe, welche z. B. durch ein etwas gebogenes Stück der Wand gelegt ist, so bekommt man bei schrägen Schnitten auf einem solchen die verschieden hoch gelegenen Theile neben einander, wie dies in Fig. 15 dargestellt ist (zur Controle wurden natürlich auch genau horizontal geschnittene Serien

Digitized by Google

angefertigt). Es zeigt die linke Seite der Figur den höchst-, die rechte den tiefstgelegenen Theil des Schnittes.

Links liegt eine Epithelfläche, inmitten derer man die rundlichen Durchschnitte der Bindegewebspapillen findet. Sie stehen, wie schon Henle betont, in nicht sehr regelmässigen Längsreihen; und wenn man diese nun, wie bei *a* und *b* nach rechts, also nach der Tiefe, verfolgt, so sieht man an diese Reihen dann bindegewebige Streifen *L* sich anschliessen, welche die Durchschnitte der Leisten darstellen. Die Streifen werden nach der Tiefe breiter und zeigen hier eine Eigenthümlichkeit, die bei den oben beschriebenen kleineren Thieren nicht, oder doch nur ganz ausnahmsweise zur Beobachtung kommt, sie anastomosiren mit einander.

Schliesslich bleiben zwischen diesen Anastomosen noch kleine Epithelinseln übrig wie bei *E Z*, man muss also annehmen, dass das Epithel mit kleinen Zapfen nach unten endigen kann.

Dieser letzte Umstand tritt bei geeigneten Praeparaten vom Oesophagus des Rindes ebenfalls deutlich hervor. Fig. 16 zeigt einen solchen Durchschnitt, der nicht ganz horizontal gelegt ist; auch hier finden sich in den höheren Epithelschichten bei *a* die Querschnitte der Papillen, dann die anastomosirenden Leisten *L* und am meisten in der Tiefe rechts die kleinen Epithelzapfen *E Z*.

Auch bei allen diesen Durchschnitten muss man aber, wie oben gesagt, den jeweiligen Contractionszustand des Oesophagus berücksichtigen, da derselbe von Einfluss auf die Beschaffenheit des Durchschnittsbildes ist. Es zeigt die Speiseröhre der grösseren Thiere jedoch einen wesentlichen Unterschied gegenüber derjenigen der kleineren Formen: wenn man sie stark ausdehnt, wie ich dies beim Oesophagus des Pferdes gethan habe, verändern die Papillen wohl ihre Form, aber sie verstreichen nicht. Die Leisten sind in ihrem Vorhandensein abhängig von der jeweiligen Ausdehnung des Oesophagus, die Papillen unabhängig.

Bei den von mir untersuchten Thieren finde ich die Drüsen am meisten ausgebildet beim Hund (ebenso beim Fuchs). Sie sind bei demselben gleichmässig durch den ganzen Oesophagus bis zur Uebergangsstelle in den Magen vorhanden.

Klein (11) hat dieselben bereits vor längerer Zeit abgebildet und das Vorkommen von Halbmonden, welche sonst bei den Oesophagusschleimdrüsen fehlen, hervorgehoben. Die Drüsen sind nicht acinös, wenigstens sind die Endabschnitte derselben keineswegs rundlich, sondern stark in die

Digitized by Google

Länge gezogen, die Drüsenzellen schmale Cylinder. Der Theil *a* in Fig. 10 würde das Bild wiedergeben, wie es sich in der Mehrzahl der Fälle auf den Durchschnitten darbietet.

Die Uebergangsstelle des Pharynx in den Oesophagus markirt sich durch einen, namentlich an erhärteten Objecten sehr deutlichen ringförmigen Wulst, den ich als Pharynx-Wulst bezeichnen möchte. In Fig. 1 ist derselbe in natürlicher Grösse dargestellt, wie er sich nach dem Aufschneiden der hinteren Pharynx und Oesophaguswand bei einem grösseren Hund ausnimmt. Unterhalb derselben liegt die Oesophagus-Schleimhaut in den bekannten Längsfalten, oberhalb sind die Falten kleiner und unregelmässiger. Das Vorkommen des Wulstes ist wohl zuerst von Franck (13) beschrieben worden. An dieser Stelle ändert sich die Form der Schleimdrüsen so plötzlich, dass man bei einem nur 1 ^{cm} langen Längsschnitt durch diese Stelle an den beiden Enden des Schnittes zwei ganz verschiedene Drüsenformen findet. Die oben nach dem Pharynx zu belegenen sind rein acinös und in einzelne grössere, durch Bindegewebssepta von einander getrennte Drüsenläppchen angeordnet (Fig. 12); die tieferen (Fig. 11) zeigen die langgestreckten Formen, wie man dieselben auch sonst im ganzen Oesophagus findet. Die einzelnen Drüsendurchschnitte sind durch breitere Bindegewebsabtheilungen von einander getrennt als oben, die Drüsenzellen viel höher als dort. Die einzelnen Drüsen sind gross, die spärlichen Ausführungsgänge mit niedrigem Epithel versehen. Da in den bei gleicher Vergrösserung gezeichneten Figuren 11 *A* und 12 *A* die Grössenverhältnisse der Drüsenacini und Gänge nicht ganz glücklich wiedergegeben sind (die Acini in 12 *A* sind etwas zu klein gerathen), so gebe ich in Fig. 11 *B* und 12 *B*, bei stärkerer gleicher Vergrösserung gezeichnet, den Querschnitt eines Tubulus und eines Acinus; die beiden Figuren geben die Grössenverhältnisse richtig wieder.

In der unmittelbaren Umgebung der Ringfalte kommen auf eine ganz kurze Strecke Mischformen vor, die den Uebergang der beiden Drüsenformen in einander vermitteln.

Auch functionell scheinen die Drüsen verschieden zu sein, wenn anders man aus constant vorkommenden Färbungsunterschieden einen solchen Schluss ziehen darf. Man findet bei Färbung sowohl mit Saffranin als auch Haematoxylin, wenn man nachträglich mit Pikrinsäure extrahirt, die oben liegenden acinösen Partien viel stärker entfärbt als die tieferen, die den Farbstoff viel intensiver aufnehmen. Man muss also annehmen, dass letztere reicher an Mucin sind. Im Uebrigen sind die Färbungsunterschiede bei den einzelnen Zellen der letzteren Gruppe sehr gering.

Auch an dem Oesophagus des Kaninchens finde ich wenigstens an erhärteten Praeparaten bisweilen eine Andeutung des Pharynx-Wulstes, wenn auch niemals in der Weise ausgesprochen, wie beim Hund.

Digitized by Google

Ausserdem ist aber auch hier, selbst wenn kein ausgesprochener Wulst vorhanden ist, die betreffende Stelle bedeutungsvoll für das Verhalten der Drüsen. Während sie beim Hund hier ihre Form, wie beschrieben, ändern, verlieren sich beim Kaninchen (soweit meine allerdings gerade hierfür nicht sehr zahlreichen Praeparate Aufschluss geben) dieselben an gleicher Stelle ganz. An Längsschnitten reichen die Drüsen nur bis etwa zum unteren Rande des Kehlkopfes nach unten, um dann aufzuhören; auch Klein meldet schon, dass im Oesophagus des Kaninchens die Drüsen fehlen. Auch die Form der Drüsen im letzten Abschnitt des Pharynx ist anders als beim Hund; bei letzterem muss man die betreffenden Drüsen als Schleimdrüsen bezeichen; beim Kaninchen sind dieselben gemischt serös und mucös und zwar wechseln auch in den kleineren Abtheilungen seröse und mucöse Stellen mit einander. Es nehmen sich die Praeparate ganz ähnlich aus, wie neuerdings Paulsen (14) solche von den Drüsen der Nasenschleimhaut und den Nebenhöhlen der Nase beschreibt.

Endlich möchte ich noch einige Bemerkungen über den menschlichen Oesophagus anfügen.

Auch beim Menschen kann es bisweilen an der Uebergangsstelle des Pharynx in den Oesophagus zu einer ähnlichen, wenn auch niemals so ausgesprochenen Bildung eines Wulstes kommen, wie er sich beim Hunde findet. Die Schleimhaut sitzt ja, wie bekannt, an der hinteren Kehlkopfswand verhältnissmässig locker auf, schlägt daher auch leicht Falten, die dann meist schräg über die hintere Kehlkopfswand herüberlaufen; der Oesophagus dagegen legt sich ja vorwiegend in Längsfalten und so ist es erklärlich, dass die Zeichnung an der Uebergangsstelle eine eigenthümliche werden muss.

Ich finde nun aber auch an meinen Durchschnittspraeparaten Verhältnisse, welche an das eben vom Hund und Kaninchen Beschriebene erinnern. Auf Längsschnitten zeigt sich häufig (ich vermag nicht zu sagen, ob die Erscheinung ganz constant ist) in der Schleimhaut an der hinteren Kehlkopfswand ein grösseres Packet von Schleimdrüschen, während nach unten eine Zone folgt, in der Drüsen ganz fehlen. Besonders, wenn sich dann die Schleimhaut in den oberen Partien etwas stärker wulstet, entsteht ein Bild, das an den Durchschnitt vom Hund erinnert: die Drüsen im oberen (Pharynx)-Theil gleichen einander sehr, und wo beim Hund die specifischen, stark färbbaren Oesophagusdrüsen liegen, da fehlten solche hier wie beim Kaninchen zunächst ganz.

Im Uebrigen finde ich das Verhalten der Drüsen an meinen Durchschnitten von verschiedenen Speiseröhren des Menschen so wechselnd, dass ich mir einmal die so sehr von einander abweichenden Angaben der Autoren recht wohl erklären kann, andererseits aber mich trotz Durchsicht einer

Digitized by Google

grösseren Reihe von Praeparaten nicht in der Lage fühle, ein allgemein gültiges Schema aus meinen Beobachtungen zu construiren. Aus gleichem Grunde möchte ich auch von einer Kritik der neuen Mittheilungen von Flesch (15) über den gleichen Gegenstand vorläufig absehen.

Die volle Entwickelung der Drüsen beim Hunde geht erst nach der Geburt, dann aber auch sehr rasch in wenigen Wochen vor sich.

Bei eben geworfenen Hündchen bestehen die ganzen Drüsen in der Mitte des Oesophagus aus kurzen Schläuchen. Dieselben reichen ziemlich gerade nach unten und namentlich besitzen die Zellen noch keineswegs den Charakter von Schleimzellen, sie gleichen vielmehr in Form und Aussehen ganz den tiefen Lagen des Oberflächenepithels.

Bei einem acht Tage alten Hunde dagegen findet man in der Mitte des Oesophagus kleine acinöse Anhänge an dem Ausführungsgang und ferner treten jetzt bereits die Zellen in ihrer Eigenschaft als Schleimzellen, wenigstens andeutungsweise, hervor.

Deutlicher ist dies der Fall an Praeparaten, welche von einem vierzehntägigen Hündchen herrühren. Hier sind die Schleimzellen nicht zu verkennen, wenn auch jetzt die definitive eigenthümliche Form der Drüsen noch nicht entwickelt ist.

Es würden also in dieser Zeit die gesammten Oesophagusdrüsen den Pharynxdrüsen in ihrer Form gleichen und erst später sich die eigenthümlichen langgestreckten Drüsenschläuche durch Verlängerung der Acini anlegen.

II. Haut.

Auch in dem Papillarkörper der Haut kommen bei gewissen Thieren Stellen vor, welche eine nicht zu verkennende Aehnlichkeit mit dem haben, was ich oben von dem Oesophagus der grösseren Thiere beschrieb. Auch hier finden sich nämlich im Bindegewebe Leisten vor, auf denen sich bindegewebige Papillen aufsetzen; demgemäss bildet auch das Epithel nach unten hin nicht bloss ein Netzwerk, ein Rete Malpighi, sondern neben diesem findet sich noch ein System von Zapfen, deren Spitzen nach unten in die Lücken des bindegewebigen Netzwerkes eingreifen. Ich möchte mit Rücksicht auf die Aehnlichkeit mit dem Papillarkörper des Oesophagus eine kurze Beschreibung folgen lassen.

Die Stellen der Haut, an welchen ich einen solchen Bau des Papillarkörpers vorfinde, sind besonders deutlich an der unbehaarten Schnauze einzelner Thierformen. Das beste Beispiel liefert die Haut der Hundeschnauze.

Digitized by Google

Auf dem senkrechten Durchschnitt durch eine solche findet man ein Bild, das sich zunächst kaum wesentlich von den bekannten Durchschnitten durch unbehaarte Haut unterscheidet. Fig. 18 zeigt einen solchen Schnitt, bei dem allenfalls nur der eigenthümliche Grenzcontour des Epithels gegen das Bindegewebe bemerkbar wäre. Ausserdem fällt auf, dass das Pigment nicht gleichmässig in dem Epithel vertheilt ist, sondern dass einzelne Zapfen dunkler pigmentirt erscheinen.

Den bequemsten Aufschluss gewähren Serien von Horizontalschnitten, welche man durch kleine Stückchen der Schnauzenhaut anfertigt. Ich gebe in Fig. 19 *A-D* 4 Durchschnitte von einer solchen, welche von der Schnauze eines etwa vier Wochen alten Hundes angefertigt war.

Die bekannte Felderung, welche die Schnauze des Hundes auf ihrer Oberfläche zeigt, findet sich in den unmittelbar unter der Oberfläche gelegenen Schnitten wieder. Fig. 19 *A* stellt einen solchen Durchschnitt dar, welcher noch lediglich durch den obersten Theil des Epithels hindurchgeht, ohne die Spitzen der Papillen zu enthalten.

Es sind in der Figur die verschiedenen Theile des Epithels durch verschiedene Farbentöne von einander abgesetzt. Man erkennt einmal ein Netzwerk von rothen Linien, welche den Grenzen der oberflächlich sichtbaren Felder entsprechen. Die Epithelzellen sind hier stärker verhornt und färben sich bei Behandlung mit Pikrinsäure auffallend gelb. Zwischen ihnen liegen bei Carminbehandlung rothgefärbte Zellen (in der Figur grau gehalten) und die letzteren enthalten wieder unregelmässige dunkle Flecke in der Mitte, welche von stärker pigmentirten Epithelzellen herrühren. Ich will hier gleich zufügen, dass den rothen Linien die Epithelleisten in der Tiefe entsprechen, während das Epithel der Felder zwischen diesen mit Zapfen nach unten endet.

Nur wenige Schnitte tiefer ist das Bild schon erheblich verändert (Fig. 19 *B*). Die Epithelstrassen (roth) erscheinen verbreitert und in den Feldern, die sie einschliessen, erscheinen jetzt als kleine, unregelmässigere helle Stellen die Spitzen der Bindegewebspapillen.

Wieder einige Schnitte tiefer tritt nun ein äusserst charakteristisches Bild auf (Fig. 19 *c*). Die Epithelleisten (roth) stellen ganz regelmässige, scharf an den Rändern abgeschnittene anastomosirende Strassen dar und in den Lücken, die das Netzwerk zwischen sich lässt, finden sich einmal die unteren Theile des Bindegewebspapillen als breitere, unregelmässige Räume, und ausserdem ein Theil des Epithels. Dieser letztere besteht aus sehr stark dunkel pigmentirten, unregelmässig zackigen kleinen Feldern, welche nur an einzelnen Stellen durch ihre spitzen Ausläufer (nur selten breiter) mit den weit weniger pigmentirten Epithelstrassen zusammenhängen; und wenn man nur wenige Schnitte tiefer geht, so hören alsbald die Leisten

Digitized by Google

auf, während die Zapfen, denn um solche handelt es sich bei den stärker pigmentirten Theilen, noch eine Strecke weit in die Tiefe reichen; so entsteht das Bild, wie es in Fig. 19 *D* dargestellt ist. Diese zeigt auch weiterhin noch, dass die Felderung des Epithels sich nach unten in der Anordnung der Bindegewebslagen (und auch der Gefässe) wiederholt.

Die eben beschriebenen vier Figuren sind, wie gesagt, nach Durchschnitten von der Schnauze eines vier Wochen alten Hündchens gezeichnet; auch bei dem alten, ausgewachsenen Hund liegen die Verhältnisse ganz entsprechend, es ist nur hier vielleicht die Felderung etwas complicirter.

Auch bei einem anderen Thiere, dessen Schnauzenhaut der eigenthümlichen Form von Nervenendigungen halber, welche in ihr vorkommen, schon öfter der Gegenstand von Untersuchungen gewesen ist, nämlich beim Maulwurf kommen ähnliche Formverhältnisse in dem Epithel vor. Auch hier finden sich Epithelleisten und Epithelzapfen, es treten aber die Leisten in ihrer Grösse gegen die Zapfen sehr zurück.

Auch die Schnauze des Maulwurfes zeigt ja oberflächlich eine Felderung und dieser entsprechend setzen sich nach unten eigenthümliche, stempelförmige Epithelzapfen fort, die auch den früheren Autoren bekannt waren. Die Grenzen zwischen diesen Epithelzapfen bilden nun kleine Epithelleisten, welche sich ganz ähnlich verhalten wie jene beim Hund, nur viel weniger hervortreten und deshalb wohl den früheren Autoren, welche die Zapfen beschrieben, nicht als besondere Bildungen aufgefallen sind. Ein Schnitt durch die Schnauzenhaut einer Stelle, wo diese gerade eine Biegung macht, zeigt die Theile sämmtlich neben einander und wird deshalb wohl am einfachsten Aufschluss geben. Fig. 20. Am Rand liegen die Epithelfelder, in der Mitte das Bindegewebe und man erkennt an der Grenze beider Theile gegen einander, dass das Epithel sich in zweierlei Form in die Tiefe fortsetzt: einmal in Gestalt von breiten Inseln, welche der Mitte der Felder entsprechen und dann in Gestalt von kleinen Leisten, den Grenzen der Felder, welche sich aber doch immerhin deutlich genug als besondere Gebilde absetzen. Sie sind entsprechend den Figuren von der Hundeschnauze durch einen rothen Ton hervorgehoben.

Auch hier schliesst sich die Formation des Bindegewebes an die des Epithels an, indem ein sehr auffälliges, horizontal verlaufendes Netz von Gefässen genau den Verlauf der Leisten in der Tiefe wiedergiebt.

Ich kann die Besprechnung der Schnauze des Maulwurfes nicht abschliessen, ohne der bereits vorhin erwähnten eigenthümlichen Nervenendkörper zu gedenken, welche von Eimer entdeckt sind und deren Vorkommen späterhin Moisjisovics, Jobert und Merkel (16) bestätigte.

Eimer hat gefunden, dass in dem Epithel der Maulwurfsschnauze und zwar entsprechend zapfenförmigen Verlängerungen derselben gegen das

Digitized by Google

Bindegewebe eigenthümliche cylindrische Körper vorkommen, welche er für bindegewebige Zapfen mit epithelialer Hülle hielt, in der von unten her eine Anzahl von Nervenfasern eintreten, um ihn von unten nach oben zu durchsetzen. Dicht unter der Oberfläche sollen die Nervenfasern in feinen Endknöpfchen aufhören.

Moisjisovics[1] bestätigt die Angaben von Eimer über das Vorkommen der Körper, giebt aber an, dass dieselben durchaus epithelialer Natur seien, und keinen bindegewebigen Kern besässen. Ich stimme in letzter Beziehung völlig mit ihm überein, es kann kein Zweifel sein, dass das zapfenförmige Gebilde lediglich aus eigenthümlich angeordneten Epithelzellen besteht, zwischen diese treten, wie die Autoren richtig beschreiben, die Nervenfasern ein, um sich bis dicht unter die Oberfläche in ihnen fortzusetzen. Merkel'sche Tastzellen finden sich, wie auch Moisjisovics angiebt, bisweilen um die Basis des Körperchens herum in den tiefsten Epithellagen. Merkel hat nun dem, was Eimer und Moisjisovics beschrieben haben, noch eins hinzugefügt, das ist das so gut wie constante Vorkommen von kleinen, einfachen Endkolben im Bindegewebe gerade unter der Basis des Körperchens. Dass solche überhaupt in der Lippenhaut des Maulwurfes sich finden, war bekannt, sie stehen aber, wie ich Merkel bestätigen kann, in der Schnauze in eigenthümlichen Lagebeziehungen zu den Epithelzapfen, welche die Nervenkörper enthalten.

Schon Eimer war es aufgefallen, dass die Nerven dicht unter dem Epithel, wie er sich ausdrückt, durch eine Lücke treten, die möglicher Weise eine structurlose Hülle sei. Dieser angebliche Bindegewebsring ist nun aber in der That nichts anderes als die Grenze eines Endkolbens. Die Endkolben sind sehr klein, an dünnen Schnitten von Osmiumpraeparaten kann man sich jedoch mit aller Sicherheit unter Beihülfe von starken Vergrösserungen von ihren Natur überzeugen. Ich gebe in Fig. 21 *A* und *B* zwei Abbildungen der Endkolben. *Ep.* bezeichnet die untere Grenze des Epithels, das, wie von den Autoren beschrieben, pufferförmig nach unten vorspringt; in der Fig. 21 *B* zeigt *NK* die Grenzen des Nervenkörpers; in dem Bindegewebe liegen die Endkolben *EK* fast stets horizontal oder wenig schräg geneigt; sie sind in der einen Figur im Längsschnitt, in der anderen doppelt und im Querschnitt dargestellt.

Auf eine Eigenthümlichkeit im Bilde möchte ich noch aufmerksam machen. Es werden die Endkolben für gewöhnlich als eine marklose Nervenfaser enthaltend beschrieben; an meinen Osmiumpraeparaten finde ich aber

---

[1] Ich habe in den mir zugänglichen *Wiener Sitzungsberichten* nur den Titel des Vortrages von M., aber keine Darstellung gefunden und muss mich in dem Folgenden an das Referat aus den Jahresberichten von Hoffmann und Schwalbe halten.

Digitized by Google

einen schwarzen Körper im Innern des Kolbens, der auf dem Querschnitt ganz das Aussehen einer markhaltigen Nervenfaser hat und auf dem Längsschnitt mit einer leichten Einschnürung, aber ohne Unterbrechung in die von Osmium geschwärzte Markscheide der Nervenfaser übergeht. Ich theile die Beobachtung auch zur Erläuterung der Figur mit, muss aber die Entscheidung, ob es sich in der That um eine Markscheide handelt, vorläufig noch offen lassen.

Wenn ich nun auch mit Merkel annehmen muss, dass die von Eimer für Lücken zum Durchtritt der Nerven gehaltenen hellen Stellen kleine Nervenendkörper sind, so finde ich doch im Epithel selbst noch Stellen, welche als Eintrittsöffnungen für die Nerven in das Epithel gehalten werden können. Es sind das zwei kleine, helle Flecke, etwa in der Grösse der Tastzellen, welche so gut wie regelmässig an der Basis der Eimer'schen Körper liegen.

An günstig gefallenen Durchschnitten erkennt man inmitten der Oeffnung auch Nervenfasern.

Merkel bildet (a. a. O. Taf. XV, Fig. 17) in einem Durchnitt von der Schnauze des Maulwurfes zwei Tastzellen ab, welche mich sehr an die von mir beobachteten Objecte erinnert haben; es kann sich aber doch nicht um die gleichen Gegenstande handeln, da die Merkel'schen Tastzellen frei im Epithel liegen, während die von mir beschriebenen Lücken sich regelmässig in der Basis des Eimer'schen Nervenkörpers selbst finden.

In Durchschnitten durch nahezu reife Maulwurfsembryonen sind die Epithelzapfen wohl vorhanden, doch habe ich vergeblich nach den Nervenkörpern in ihrem Innern gesucht.

Marburg, October 1888.

Nachtrag.

Während des Druckes der vorstehenden Arbeit erhalte ich durch die Güte des Verfassers die interessante Abhandlung von Klaatsch „*Die Morphologie der Tastballen der Säugethiere*". Klaatsch bildet unter anderem auch Flachschnitte durch die Haut von Didelphys virginiana und Sciurus bicolor ab. Die Figuren zeigen die gleichen Leisten von Epithel und Bindegewebe — Epidermis und Corium —, wie ich dieselben oben vom Oesophagus beschrieben.

Nur wird es sich hier um weniger bewegliche Bildungen handeln, als bei den gleichen Falten des Oesophagus, auch wenn man mit Lewinski

Digitized by Google

der unteren Fläche der Epidermis eine gewisse Formveränderlichkeit zuschreibt.

Ich selbst habe während des Druckes der Arbeit noch Gelegenheit gehabt, meine Beobachtungen über die Beziehungen der Epidermis zum Corium zu vermehren.

Ich finde ein ähnliches Verhalten des Papillarkörpers der Schnauzenhaut, wie ich es vom Hunde beschrieben, auch beim Dachs, es kommen aber in Einzelheiten noch Abweichungen vor. Bei der Katze entspricht jedem Feld der Aussenfurche ein Zapfen, der in die Tiefe geht.

Nun ist die Anlage der Formen des Papillarkörpers bei Hund und Katze eine sehr ähnliche; bei beiden beobachtet man am geeigneten Embryo eine Felderung auf der Oberfläche der Schnauze und von der Mitte der Felder Zapfen in die Tiefe gehend; bei der Katze bleibt dieser Zustand erhalten, beim Hund entsteht daraus das ganze System von Erhabenheiten und Vertiefungen innerhalb des Grenzringes, der ein Feld nach aussen abschliesst.

Bei den unbehaarten Schnauzen der Wiederkäuer (Kalb, Schaf, Reh) finde ich Zapfen in der Epidermis nicht vor, sondern die gleiche netzförmige Anordnung der unteren Fläche der Epidermis, wie z. B. an der menschlichen Fingerhaut. In der Mitte des Feldes liegt der Ausgang der serösen Flotzmauldrüse, deren aus geschichtetem Plattenepithel bestehenden langen Ausführungsgang man von dem Feld aus in die Tiefe verfolgen kann.

Sehr eigenthümlich verhält sich die Grenzlinie des Epithels gegen das Bindegewebe bei dem gerade in der Ueberhätung begriffenen Rosenstocke eines Rehbockes, der eben abgeworfen hatte. Es treten hier ganz embryonale Vorgänge in der Neubildung der Haare und Drüsen auf, die nur in einigen Besonderheiten wieder Unterschiede gegenüber dem Embryo aufweisen.

Ich gedenke Genaueres über diese Objecte späterhin mitzutheilen.

Digitized by Google

Verzeichniss der citirten Litteratur.

1. Frey, *Handbuch der Histologie.* Leipzig 1878.
2. Gegenbaur, *Handbuch der Anatomie des Menschen.*
3. Henle, *Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen.* Braunschweig 1866.
4. Kölliker, *Handbuch der Gewebelehre.*
5. Krause, *Allgemeine und mikroskopische Anatomie.* Hannover 1876.
6. Langer, *Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie.* Wien 1882.
7. Leydig, *Lehrbuch der Histologie.* Frankfurt a. M. 1857.
8. Stöhr, *Lehrbuch der Histologie.* Jena 1887.
9. Toldt, *Lehrbuch der Gewebelehre.* Stuttgart 1884.
10. Blaschko, *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XXX. S. 495.
11. Klein in Stricker's *Handbuch der Gewebelehre.* Artikel „Darmcanal“.
12. Thanhoffer, *Vergleichende Physiologie und Histologie.*
13. Franck, *Anatomie der Hausthiere.* 2. Aufl.
14. Paulsen, *Archiv für mikroskopische Anatomie.* XXXII. 1.
15. Flesch, *Anatomischer Anzeiger.* 1888. Nr. 10.
16. Merkel, *Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere.* Rostock 1880.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XII.)

Für sämmtliche Figuren gelten die gemeinsamen Bezeichnungen:

Zg. = Zunge.
K. = Kehldeckel.
Ph. W. = Pharynx-Wulst.
Oes. = Oesophagus.
Ep. = Epithel.
T. = Tunica propria.
L. = Bindegewebsleisten der Tunica propria.
M. = Muskelhaut.
L'. = Epithelleisten.
P. = Papillen der Tunica propria.
E. Z. = Epithelzapfen.
C. = Corium.
N.K. = Eimer'scher Nervenendkörper.
E.K. = Endkolben.

Fig. 1. Uebergang vom Pharynx zum Oesophagus des Hundes nach einem von hinten her aufgeschnitenen Praeparat in natürlicher Grösse gezeichnet. Man sieht den Zungenrücken *Zg*, den Kehlkopfeingang mit dem Kehldeckel *K*. Die hinter dem Kehl-Fältchen undkopf belegene Pharynx-Schleimhaut legt sich in kleine, schräg und quer verlaufende grenzt sich durch einen breiten Pharynxwulst *Ph. W.* gegen die viel straffere, in Längsfalten gelegte Oesophagus-Schleimhaut ab.

Fig. 2. Querschnitt durch die Hälfte des Oesophagus der Maus dicht unterhalb des Pharynx. Die Grenze des Epithels gegen die Tunica propria ist, abgesehen von grösseren, durch Faltung bedingten Vorsprüngen, glatt, es kommen weder Papillen, noch Leisten vor. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 3, langer Tubus.

Figg. 3—7. Durchschnitte durch den Oesophagus vom Meerschweinchen. Leitz, Oc. 1, Obj. 3.

Fig. 3. Querschnitt durch den oberen Theil, nur grobe Falten, keine Leisten.

Fig. 4. Querschnitt durch den mittleren Theil; regelmässige kleine Leisten.

Fig. 5. Querschnitt aus dem unteren Theil. Höhere Leisten als in der Mitte.

Fig. 6. Längsschnitt. Gerade Grenze des Epithels gegen die Tunica propria. Die Leisten sind auf dem Längsschnitt nicht sichtbar.

Fig. 7. Flächenschnitt aus den tiefen Lagen des Epithels. Zwischen den breiten Epithelstreifen erscheinen die Bindegewebsleisten als schmale Strassen.

Digitized by Google

Figg. 8 und 9. Oesophagus vom Kaninchen. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 3.

Fig. 8. Querschnitt mit Leisten.

Fig. 9. Querschnitt von einem Stück, das mit der Erhärtungsflüssigkeit prall injicirt war. Niedriges Epithel, die Leisten fehlen gänzlich.

Fig. 10. Oesophagus vom Hund, Querschnitt. Unregelmässige Leisten, bei *a* besonders ausgeprägt die eigenthümliche Form der Oesophagusdrüsen.

Figg. 11 und 12. Drüsen dicht oberhalb und unterhalb des Pharynxwulstes.

Fig. 11 *A* tubulöse Form dicht unterhalb des Wulstes; Fig. 12 *A* acinöse oberhalb desselben.

Figg. 11 *B* und 12 *B* stellen je einen Tubulus Querschnitt resp. einen Acinus bei gleicher stärkerer Vergrösserung (Leitz, Oc. 1, Obj. 7) dar, um die relativen Grössenverhältnisse der beiden zu zeigen.

Figg. 13, 14 und 15. Oesophagus vom Menschen. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 3.

Fig. 13. Querschnitt mit Leisten und Papillen.

Fig. 14. Längsschnitt, nur die etwas zusammengedrückten Papillen zeigend.

Fig. 15. Flächenschnitt durch eine etwas gebogene Stelle. Links oberer, rechts tieferer Theil des Schnittes. In dem oberen Theil links die Durchschnitte der in unregelmässigen Längsreihen gestellten Papillen, die nach rechts, also nach der Tiefe zu, in die Leisten übergehen. Diese letzteren werden, je weiter nach rechts, also unten um so breiter, anastomosiren mit einander und es bleiben schliesslich nur kleine Epithelinseln zwischen ihnen.

Fig. 16. Flächenschnitt vom Oesophagus des Rindes, mit Papillen (links = oben), Leisten und Epithelzapfen.

Fig. 17. Flächenschnitt durch die Fingerhaut vom Menschen (rechts = oben). Hier bildet das Epithel nur Netzwerke, keine isolirten Zapfen.

Fig. 18. Senkrechter Durchschnitt durch die Haut der Hundeschnauze.

Fig. 19 *A—D*. Vier Durchschnitte aus einer Serie von Horizontalschnitten durch ein Stückchen der Schnauze eines vier Wochen alten Hundes.

A. Schnitt durch das Epithel dicht unter der Oberfläche. Dasselbe zeigt eine der Oberfläche entsprechende Felderung. Die Grenzen der Felder (roth) bestehen aus stärker verhornten Epidermiszellen. Die Felder selbst lassen wieder dunklere, stärker pigmentirte Flecken im Innern erkennen.

B. Schnitt etwas tiefer, die Spitzen der Bindegewebspapillen enthaltend. Diese liegen nur in den Feldern, die Grenzen der letzteren sind breiter als in *A* und enthalten keine Papillen.

C. Schnitt wieder etwas tiefer, die Grenzen der Felder documentiren sich deutlich als ein selbständiges Leistensystem. Die Felder selbst bestehen aus den Basen der Papillen (helle, unregelmässige Räume) und aus dunklen, gezackten, stark pigmentirten Epithelfiguren. Dass diese letzteren nach unten in Zapfen ausgehen, lehrt

D., welche den tiefsten Abschnitt der Epidermis in den obersten Theil der Lederhaut eingelagert zeigt. Die Leisten enden selbständig, ebenso sehr deutlich die Zapfen.

Digitized by Google

Ein Vergleich mit dem linken Rande der Fig. 17 ergiebt den Unterschied zwischen der unteren Epidermisfläche bei der menschlichen Fingerhaut und bei der Hundeschnauze.

Fig. 20. Durchschnitt durch die Maulwurfschnauze, Flächenschnitt durch eine leicht gebogene Stelle.

a. Epidermisoberfläche.

c. Corium mit Epidermiszapfen.

b. Grenze zwischen beiden. Die Leisten, welche in der Epidermis die Felder abgrenzen, reichen, wenn auch in sehr schwachen Fortsätzen, in das Corium hinein.

Fig. 21 *A* und *B*. Endkolben unter den Epithelzapfen, welche die Eimer'schen Nervenendkörper enthalten.

Fig. *B* zeigt bei *N. K.* die Grenzen eines solchen.

Digitized by Google

Der grüne Saum der Hundeplacenta.

Von

N. Lieberkühn.

(Nach den vom Verf. hinterlassenen Praeparaten herausgegeben und durch eigene Untersuchungen vervollständigt von H. Strahl.)

(Hierzu Taf. XIII.)

Zu den Gegenständen, mit deren Untersuchung Lieberkühn in der letzten Zeit vor seinem Tode sich beschäftigte, gehörte der bekannte grüne Saum der Hundeplacenta.

Es versprach eine eingehendere Behandlung desselben namentlich unter Zuhülfenahme der neueren technischen Hülfsmittel um so eher einen Erfolg, als seit geraumer Zeit das Objekt eine Berücksichtigung von Seiten der Autoren kaum erfahren hatte. Von den älteren dieser giebt Bischoff in seiner *Entwickelungsgeschichte des Hundeeies* (S. 106) eine kurze Notiz über das, was er bei der frischen Untersuchung des grünen Saumes fand: Krystalle, einen grünen, körnigen, nicht in Zellen enthaltenen Farbstoff, granulirte Zellen, sparsame Fettzellen, rundliche Kügelchen und eine braune Masse.

Man sieht, dass die Mittheilungen spärlich genug sind; dagegen ist die Abbildung, die Bischoff in Figur 45 *A* giebt, auch heute völlig ausreichend. Kölliker[1] erwähnt den Ring ebenfalls und glaubt, ihn in eine Kategorie mit den ebenfalls bekannten Färbungen des Dottersackes bei einer Anzahl von Thieren bringen zu müssen.

Tafani hat, wie ich dem Referat von Krause im *Biologischen Centralblatt* (1886, Nr. 20) entnehme, einige Beobachtungen über den Saum gemacht, aber die Entstehung und den Bau nicht beschrieben.

[1] *Entwickelungsgeschichte.* S. 359.

Digitized by Google

Da, wo ich den Ring bei anderen Autoren genannt finde (wie z. B. bei Kondratowitsch[1]), geschieht es wohl mit dem Ausdrucke des Bedauerns, nähere Mittheilungen über die Natur desselben aus Mangel an Material nicht machen zu können.

Chemische Untersuchungen liegen ebenfalls bereits vor, doch würde ich auf diese, da die nachfolgenden Zeilen sich lediglich mit dem morphologischen Gesichtspunkt der Frage beschäftigen, kaum weiter einzugehen haben.

Die Untersuchung des Ringes bietet nicht unerhebliche Schwierigkeiten. Wenn man zunächst absieht von der immerhin nicht ganz einfachen Beschaffung eines ausreichenden Materiales, so lässt schon die Conservirung viel zu wünschen übrig, da namentlich die grüne Farbe des Ringes nicht sehr beständig ist, sondern durch die meisten der üblichen Erhärtungs-, Erhaltungs- und auch Einbettungsmittel extrahirt wird; und doch ist man auf die Untersuchung von conservirtem Material angewiesen, da diejenige des frischen Objectes, wenn sie auch nicht vernachlässigt werden darf, doch allein einen hinlänglichen Aufschluss nicht zu geben vermag.

Weiterhin ist auch die Deutung der Bilder, die man erhält, keine ganz einfache, namentlich dann nicht, wenn man bei der Untersuchung, wie dies hier aus äusseren Gründen der Fall war, von Entwickelungsstadien ausgehen musste, welche bereits weiter vorgeschritten waren.

Die Untersuchung der älteren Stadien, mit denen vorwiegend Lieberkühn sich beschäftigt hatte, ergab demgemäss auch nicht nach allen Richtungen hin endgiltige Aufschlüsse; in der Sitzung der naturforschenden Gesellschaft vom 18. März 1887 konnte Lieberkühn als das wesentliche Resultat seiner Untersuchungen mittheilen, dass der grüne Ring dem mütterlichen Blut der Placenta seinen Ursprung verdankt, aus diesem durch eine Umwandlung der Blutkörper entsteht. Zugleich wurde das Vorkommen eigenthümlicher blutkörperchenhaltiger Zellen festgestellt, deren Abstammung selbst aber nicht nachgewiesen werden konnte.

Als ich die Ausarbeitung dessen, was Lieberkühn in der erwähnten Sitzung berichtet hatte, begann, bemerkte ich bald, dass sich eine abgerundete und befriedigende Darstellung nur würde geben lassen, wenn ich auch Kenntniss von dem ersten Entstehen des Ringes hatte. Ich habe mich deshalb an die selbständige Bearbeitung dieses Gegenstandes gemacht und durch Beobachtung einer Reihe von neuen Thatsachen die Beurtheilung des Vorganges im ganzen ermöglicht.

---

[1] *Beiträge zur Histologie des schwangeren Uterus.* Russisch. Citirt nach dem Jahresbericht von Hoffmann und Schwalbe. S. 263.

Digitized by Google

Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen habe ich in der Sitzung der naturforschenden Gesellschaft vom 6. Juli 1888 mitgetheilt.

Es bedurfte auch hier zur Feststellung des Mitgetheilten eines ziemlich ausgedehnten Materials. Bei den weiter vorgeschrittenen Stadien ist es für die Untersuchung wenig von Bedeutung, ob die Embryonen etwas älter oder jünger sind, da Veränderungen sich dann nur innerhalb weiterer Zeiträume geltend machen; in der Zeit aber, auf die ich in erster Linie mein Augenmerk richtete, wenn nämlich der Ring gerade anfängt, sich auszubilden, ist man mit der Untersuchung des Materials auf einen rasch vorübergehenden Entwickelungsabschnitt beschränkt. Ich konnte aber doch an meinem Material einmal das makroskopische Bild der ersten Anlage des Ringes feststellen; ferner, dass das mütterliche Blut, welches, wie Lieberkühn fand, den Ring bildet, sich frei in den Raum zwischen Eihäute und Uteruswand ergiesst; auch in der späteren Zeit ist, wie ein Vergleich zwischen älteren und jüngeren Stadien nunmehr ergab, die extravasirte Blutmasse immer frei zwischen dem Ectoblast des Chorion und der Uteruswand belegen.

Schon in frühester Zeit kommt es zur Aufnahme von Blutkörperchen der Mutter durch die Ectoblastzellen des Embryo, welche stellenweise mit Blut ganz vollgepfropft erscheinen. Auch den grünen Farbstoff findet man in den Ectoblastzellen vor, doch ergab sich aus den Praeparaten nicht mit Sicherheit, ob er in diesen gebildet und von ihnen ausgeschieden wird, oder ob die Ectoblastzellen den grünen Stoff nur aufnehmen, nachdem er in der Extravasatmasse entstanden ist.

In dem Folgenden soll eine zusammenfassende Darstellung von der Genese des Ringes gegeben werden, wie sich dieselbe nach dem gesammten mir jetzt vorliegenden Material ausnimmt. Sowohl Lieberkühn's als meine Untersuchungen beziehen sich, wie oben bereits erwähnt, nur auf die Erledigung des morphologischen Theiles der Frage.

Um die Stadien, in denen die Blutung beginnt, richtig beurtheilen zu können, ist es wünschenswerth, auszugehen von der Darstellung eines Zustandes, in welchem die Bildung des Ringes zwar bevorsteht, aber noch nicht begonnen hat.

I. Der Rand der Placentaranlage vor Bildung des grünen Ringes.

Es ist seit Bischoff's Beobachtungen bekannt, dass das Ei des Hundes kurz vor seiner engeren Verbindung mit der Uteruswand annähernd citronen- oder tonnenförmig ist. Bei der festeren Anlagerung an die Uteruswand ist

Digitized by Google

aber, wie ebenfalls bekannt, nur der mittlere Theil des Eies betheiligt, die beiden Kuppen bleiben locker in der Uterinhöhle liegen. Demgemäss ist dann weiterhin die Form der Placenta eine gürtelförmige.

In dem Bereiche dieses Gürtels nun ist die erste Vereinigung des Ectoblast mit der Uteruswand eine flächenhafte. Die Uterindrüsen schliessen sich an ihrer Oberfläche der grössten Mehrzahl nach, so dass im Bereich der Placenta während der Anlagerung der serösen Hülle eine fast ganz glatte, nur an wenigen Stellen noch von einem offen gebliebenen Drüsenlumen durchsetzte, von einer dünnen Epithelschicht überzogene Fläche vorhanden ist. An diese lagert sich breit und unmittelbar der Ectoblast der serösen Hülle.[1]

Im Bereich der Kuppe dagegen bleiben Ectoblast und Uterusepithel nur locker übereinander liegen.

Nun findet sich aber eine Uebergangszone zwischen diesen beiden Gebieten, in der zwar eine Verbindung zwischen Ectoblast und der Uteruswand statt hat, aber keine flächenhafte, wie in der Mitte des Eies. Es verschmilzt vielmehr der Ectoblast nur an einzelnen Stellen mit der Uteruswand und wenn im Bereiche dieser die Drüsen nach der Uterinhöhle zu dann geschlossen sind, so kommen kleine, abgesackte Hohlräume zu Stande.

In diese kleinen Räumen und in die nach der Kuppe angrenzende Zone findet dann die Blutung statt.

Ich habe die Entwickelung des Ringes nach einer Reihe von senkrechten Durchschnitten durch denselben — zwar in schematischer Weise dargestellt, aber doch mit der Loupe nach Praeparaten entworfen — in den Figuren *a* bis *g* wiedergegeben. Die Figur *a* stellt den Rand der Placentaanlage vor dem Auftreten des Ringes dar. Nach rechts von *′ bildet sich die in der Entwickelung begriffene Placenta; hier ist der Ectoblast fest mit dem Epithel des Uterus verklebt, nach links von * ist der Bereich der Kuppe, zwischen * und *′ die lockere Vereinigung des Ectoblast mit der Uteruswand und die kleinen Hohlräume zwischen beiden.

II. Die erste Anlage des Ringes
(dritte Woche der Trächtigkeit).

Eröffnet man eine der ovalen Anschwellungen, welche der Uterus einer Hündin etwa am 21. Tage der Trächtigkeit[2] zeigt, der Länge nach,

[1] Ich werde für die Richtigkeit dieser Annahme, die in mancher Beziehung mit den bisherigen Angaben nicht übereinstimmt, den Nachweis in einer anschliessenden besonderen Abhandlung führen.

[2] Ich habe einen Theil meines Materiales so gewonnen, dass ich brünstige Hündinnen kaufte und dieselben belegen liess. Diese Zeit wurde dann notirt. Trotz-

Digitized by Google

so bekommt man an den beiden Kuppen des tonnenförmigen, sonst mit einer blassrosa aussehenden, verdickten Schleimhaut ausgekleideten Gebildes eine Zeichnung, wie dieselbe in Fig. 1 und 2 wiedergegeben ist, zu sehen: Ein eigenthümliches, baumförmig verästeltes, dunkelrothes Netzwerk, das nach dem Ende des Knotens hin (*K.* Kuppe) in eine compactere, rothe Masse übergeht (Fig. 1) und an einzelnen kleinen Stellen feinste grüne Tüpfel oder Fädchen an seiner Oberfläche erkennen lässt. An anderen Stellen ist die saftgrüne Masse bereits etwas reichlicher (Fig. 2). Sie erscheint dann ebenfalls an dem Rande *K* des Knotens zu einer mehr zusammenhängenden, bandförmigen Schicht vereinigt, von der aus nach dem Inneren des Knotens einzelne feine, grüne, baumförmige Verästelungen abgehen, die dann auf oder zwischen die kleinen rothen Streifen gelagert erscheinen, diese mit ihren Spitzen vielfach noch überragend. Achtet man dabei auf das Verhalten der Eihäute, so findet man, dass dieselben im Bereich des grünrothen Ringes locker und placentarwärts von demselben fest mit der Uteruswand zusammenhängen, nach der Kuppe des Eisackes zu dagegen mit dem Uterus nicht verbunden sind, sondern demselben nur anliegen. Die Grenze zwischen verbundenem und freiem Theil des Eisackes entspricht der Lage des Ringes.

Solche Knoten wurden dann im Ganzen gehärtet, wobei darauf geachtet wurde, dass die Theile möglichst *in situ* erhalten blieben.

Ich habe für meine Zwecke vielfach und mit gutem Erfolg die Knoten erst auf kurze Zeit im Ganzen in Kleinenberg'sche Flüssigkeit gelegt, dann quer oder längs durchschnitten, auch wohl nur gefenstert und darauf weiter in Kleinenberg'sche Flüssigkeit zurückgebracht. In dieser hält sich der grüne Farbstoff gut, nach der Fixaction muss aber die Behandlung mit allmählich verstärktem Alcohol rasch gehen; hier verliert man leicht einen Theil der grünen Farbe, wenn man die Objecte zu lange liegen lässt; ich habe für nicht zu grosse Stücke im Ganzen meist $1^1/_2$ Tage

---

dem wichen in einzelnen Fällen die Embryonen, die ich in dem Uterus fand, nicht unerheblich im Alter von einander ab, obwohl die Hündinnen in gleicher Zeit nach der Begattung getödtet wurden. Es rührt dies wohl daher, dass die Zeit, innerhalb deren sich die Hündinnen belegen lassen, über eine Reihe von Tagen erstreckt; in den Fällen, in welchen die Embryonen bereits auffällig weit entwickelt gefunden wurden, werden also wohl die Hündinnen bereits belegt gewesen sein, ohne dass wir davon Kenntniss erhielten. So erklärt es sich auch, dass Bonnet die Zeitangaben von Bischoff mit dem, was er selbst beobachtete, nicht übereinstimmend fand; gestützt auf eine grössere Reihe von unter einander gut übereinstimmenden Fällen möchte ich die von mir gewählten Zeitangaben für annähernd richtig halten, kann aber natürlich eine absolute Gewähr für dieselben aus dem oben angegebenen Grunde nicht übernehmen.

Digitized by Google

zur Alcoholbehandlung gebraucht, dann kleinere Stücke in Sandelholzöl bis zur Durchtränkung und von da in Paraffin gebracht. Für die älteren Stadien wurde auch Müller'sche oder Kultschitzky'sche Flüssigkeit zur Fixirung benutzt.

Fertigt man dann senkrechte Durchschnitte durch Uteruswand und Eihäute an der Stelle des farbigen Randes etwa in der Richtung *b* bis *c* der Figur 2 an, so erhält man ein Bild, wie dies in Fig. *b* wiedergegeben ist. Den oberen Rand des Durchschnittes bilden die Eihäute, von denen aber nur der Ectoblast (in allen den schematischen Figuren) als gelber Streifen dargestellt ist.

Zwischen * und *' liegt jetzt das noch sehr kleine Extravasat, in der Figur als bräunliche Masse wiedergegeben; man sieht bereits bei dieser Vergrösserung, dass dasselbe seine Lage frei zwischen Ectoblast und Uteruswand hat.

Eine Stelle (etwa links von *) ist dann in Fig. 4 bei mittlerer Vergrösserung abgebildet. Hier sind die Eihäute sämmtlich gezeichnet; Entoblast, Darmfaserplatte und Hautplatte stellen drei dünne Zellanlagen dar, welche meist dicht an einander liegen, aber doch von einander unterscheidbar sind.

Dann folgt der Ectoblast (*Ect.*), eine dickere Schicht von höheren cylindrischen Zellen, in denen bereits bei schwacher Vergrösserung kleine grüne Flecken kenntlich sind; daran schliesst sich eine für schwache Vergrösserung homogene röthliche Masse mit grünen Flecken und endlich die Uteruswand.

Dass es sich bei der rothen Masse um ein Gerinnsel aus mütterlichem Blute handelt, lehrt die Anwendung nur wenig stärkerer Vergrösserungen. Man erkennt bei dieser an geeigneten Stellen (Fig. 5) noch sehr wohl die Form der Blutkörperchen; an anderen Stellen findet man von den Grenzen derselben nichts mehr, sieht aber in das Extravasat eingelagert zahlreiche kleine grüne Körnchen ohne bestimmte Structur. Die Grenze des Ectoblast gegen das Extravasat liegt dicht über einer Linie *a* bis *b*, unter welcher die grünen Körner besonders angehäuft sind. (Es ist von den Eihäuten auch in dieser Figur nur der Ectoblast *Ect.* der serösen Hülle angegeben.)

Die Ectoblastzellen erscheinen in ihrer nach dem Extravasat zu belegenen Hälfte dick mit rothgelben Körnchen angefüllt, in denen man zum Theil an der Form noch gut die mütterlichen Blutkörper erkennt: in anderen Fällen sind die Blutkörper zu grösseren Klumpen zusammengeballt oder in kleine Bröckchen zerfallen. An einzelnen Stellen liegen auch grüne Massen in den Ectoblastzellen.

Noch deutlicher sind diese Verhältnisse an dem Innenrande des Ringes (etwa links neben *' der Fig. *b*). Bei starker Vergrösserung (Fig. 6) er-

Digitized by Google

kennt man die Kerne der hohen Ectoblastzellen, das grobkörnige Protoplasma und in dieses eingelagert die mehr oder minder veränderten Blutkörper, sowie den grünen Farbstoff der bisweilen an dem Rande des Ectoblast wie zu einer Belegschicht vereinigt sein kann.[1]

Das Uterusepithel *U. E.*, das dem Ectoblast gegenüberliegt, zeigt gerade an dieser Stelle nicht die regelmässige Anordnung, wie weiter aussen nach dem freien Rande oder mehr innen gegen die Placenta, sondern es ist gewuchert und scheint in grössere Klumpen zusammengeballt.

Weiter aussen dagegen lässt die Uteruswand ein an einzelnen Stellen noch sehr hohes und überall wohl erhaltenes Epithel, sowie lange, schlauchförmige, dicht neben einander gelegene Drüsen erkennen (Fig. 4 und 5). Diese letzteren sind zum Theil die Ausmündungen der gewöhnlichen, langen, tubulösen Drüsen des Hundeuterus zum Theil die erheblich verlängerten Bischoff'schen Krypten. Eine Anzahl der Drüsen ist nach dem Extravasat zu durch Zellenmassen verschlossen, andere sind offen und kann das Blut dann weit in das Innere hineinreichen (Fig. 4 und 5). Das Epithel ist, wie gesagt, gut erhalten, erscheint aber hin und wieder unterbrochen (z. B. bei *Bl.* in Fig. 4 und 5), so dass das Blut dann bis an das Bindegewebe der Uterinschleimhaut heranreicht. Es liegt wohl die Annahme am nächsten, dass es sich hier um die Stellen handelt, von denen die Blutung ihren Ausgang genommen hat.

Jedenfalls kann nach dem oben Beschriebenen nicht zweifelhaft sein, dass der grüne Saum seinen Ursprung einem Erguss des mütterlichen Blutes zwischen Uteruswand und Eihäute verdankt und dass der grüne Farbstoff ein Umwandlungsproduct des Blutes ist.

Die Stelle, an welcher der Erguss des Blutes stattfindet, entspricht dem Rande der Placenta.

Die Figuren *c* und *d* zeigen dann, wie der Ring allmählich grösser wird, demgemäss auf den Durchschnitten dicker erscheint und die Eihäute emporzuheben beginnt. Sie stellen den Ring dar, wie er sich etwa im Laufe der vierten Woche der Trächtigkeit ausnimmt und bilden den Uebergang zu dem im nächsten Abschnitt Beschriebenen.

Auf die weiteren Veränderungen im Bereiche der eigentlichen Placenta will ich jetzt nicht eingehen. Sie ergiebt sich allerdings ohne weiteres aus der Reihenfolge der Figuren, wird aber im Zusammenhang mit anderen Objecten eine gesonderte Darstellung in der bereits erwähnten anschliessenden Abhandlung erfahren.

---

[1] Es ist in der Figur das Bild wiedergegeben, wie ich es in meinen Schnitten finde, dagegen nicht zweifelhaft, dass am lebenden Object mehr grüner Farbstoff vorhanden ist, da ein Theil trotz sorgfältigster Behandlung wohl bei der Praeparation verloren geht.


Digitized by Google

III. Der grüne Ring in mittlerer Entwickelungszeit
(fünfte Woche der Trächtigkeit).

In der gesammten weiteren Entwickelung des Ringes handelt es sich eigentlich nur um Aenderungen in der Grösse und Form desselben; die Bilder von der Fläche und auf den Durchschnitten sehen wohl anders aus, wie in der ersten Zeit, im Princip tritt aber insofern keine Aenderung mehr ein, als man auch in der späteren Zeit nur den allerdings immer stärker werdenden Bluterguss zwischen Uteruswand und Eihäuten findet.

Fig. 3 zeigt den Ring, wie er sich bei einem Uterus vom Ende der vierten oder Anfang der fünften Woche ausnimmt. Der Knoten war durch einen Aequatorialschnitt eröffnet und dann wurde die eine Hälfte umgestülpt, so dass der Ring ganz frei liegt. Derselbe besteht aus einer breiten und compacten grünen Masse. Nach der Mitte des Knotens zu, also placentarwärts, findet man einen schmalen, rothen Saum, auf dem ein zierliches grünes Netzwerk aufliegt. Es sind die roth aussehenden Stellen, welche immer an dem placentaren Rande[1] des Saumes und zwar in der Tiefe sich finden, wie ich gleich vorausschicken will, diejenigen Theile, in denen neue Blutungen auftreten.

Es schiebt sich der Saum im weiteren Wachsthum mit seinem freien Rande immer weiter placentarwärts in das Innere des Knotens hinein.

Die frische Untersuchung des Ringes bietet in dieser Zeit keine Schwierigkeiten, aber auch nicht viel Aufklärung. Entnimmt man dem frischen Object ein wenig von der grünen Masse, die in ihrer Gesammtheit einen dicken Brei darstellt, und bringt dasselbe unter das Mikroskop, so findet man Brocken einer dunkelsaftgrün gefärbten, aber structurlosen Masse eingelagert in Haufen von Blutkörperchen. Die letzteren haben meist ihre Scheibenform verloren und sind in kleine Kugeln verwandelt. Eigenthümliche Krystalle, welche in der späteren Zeit in Masse auftreten, fehlen jetzt noch.

Wenn man das Praeparat mehr aus der Tiefe des Ringes nimmt, so bekommt man fast nur geronnenes Blut, dessen eigenthümlich carmoisinrothe Farbe auffällt.

Ferner sind in allen Praeparaten reichlich grosse, Blutkörperchen enthaltende Zellen vorhanden. Nach dem, was die oben beschriebenen Schnittpraeparate lehrten, muss man annehmen, dass es sich bei diesen um Ectoblastzellen der serösen Hülle handelt, welche die Blutkörperchen auf-

[1] Die Termini placentarwärts und kuppenwärts bedürfen einer näheren Erörterung wohl nicht.

Digitized by Google

genommen haben und bei dem Zerzupfen der Praeparate aus ihrem Zusammenhang gerissen sind.

Endlich findet man hier und da Klumpen von Blutkörpern, welche deutlich eine grünliche Färbung zeigen; hier ist aber nicht mit Sicherheit auszuschliessen, ob es sich nicht um eine postmortale Aufnahme von Farbstoff in die Körperchen handelt.

Die schematische Figur *e* giebt eine Uebersicht über das Verhalten des Ringes in dieser Zeit. Die Veränderungen gegen das vorhergehende Stadium bestehen hauptsächlich darin, dass die Extravasatmasse nicht unwesentlich zugenommen hat. Daher rührt es denn auch, dass die Eihäute nach oben hin stärker emporgehoben erscheinen, da die Theile in der Tiefe sich weniger als diese der Form des Extravasates anpassen. Dabei ist es besonders eine Stelle an dem proximalen oberen Rande des Ringes, an welcher sich jetzt bereits — noch viel erheblicher in späteren Stadien — die Eihäute in eine Falte zu erheben beginnen, die sich nach innen über das Placentargewebe herüberzulegen anfängt.

An der Stelle, an welcher der Ectoblast mit der Uteruswand zur Placenta vereinigt ist, ist dem Vordringen des Extravasates ein Ziel gesetzt. Nach der Kuppe zu ist die Verbindung des Ectoblast mit der Uteruswand eine viel lockere. Es sind hier nur einzelne vorspringende Falten von beiden Seiten, die an den Durchschnitten eng an einander gelegen erscheinen und gewissermaassen einen Abschluss nach aussen bedingen. Von Seiten des Foetus ist es der Ectoblast, der mit einer Aussenfalte *A. F.* sich hier in die Tiefe senkt, von Seiten des Uterus zeigen die Drüsen eigenthümliche Veränderungen. Auch jetzt sind einzelne derselben noch nach oben — wie früher die Mehrzahl — verschlossen, andere dagegen offen und die Septen zwischen solchen wachsen zu langen, baumförmig verästelten Gebilden (*D. S.*) aus. In späteren Stadien ist dies noch auffallender und indem die Aussenfalte des Chorion und die Drüsensepta in einander greifen, kommt ein gewisser Abschluss des Extravasates nach aussen zu Stande. Es müssen demnach die Druckverhältnisse in dem Eisack ganz eigenartige sein, da es sonst sehr schwer ist, einen Grund dafür zu finden, warum das Extravasat die Tendenz hat, sich gegen die Stelle hin auszubreiten, an welcher Eihaut und Uterus so fest miteinander verbunden sind. Von Bedeutung ist dafür jedenfalls auch noch der Umstand, dass die Nachschübe in der Blutung zwar in der Tiefe, aber jedenfalls an dem Rande des Ringes stattfinden, welcher am weitesten nach der Placenta zu belegen ist. Auch kann der Druck, unter welchem das Blut ausfliesst, wohl kaum ein erheblicher sein.

Digitized by Google

Um übrigens die Lage des Extravasates zu den anderen Theilen der Placenta richtig beurtheilen zu können, ist es wünschenswerth, wenigstens eine kurze Notiz über das Verhalten der Uterindrüsen in den verschiedenen Entwickelungsstadien beizufügen.

Die dem jüngsten der hier beschriebenen Stadien entnommene Figur *a* zeigt bereits, wie man an der Placenta rechts von *x'* eine obere Lage *Cmp.* — die ich als compacte Placentarschicht weiterhin bezeichnen will[1] — und eine tiefere — die tiefe Drüsenschicht — *T. D.* von einander trennen kann.

Man sieht auch hier schon, wie die compacte Placentarschicht an ihrem unteren Rande einzelne etwas erweiterte Drüsenabtheilungen erkennen lässt; diese vergrössern sich sehr rasch und veranlassen die Bildung einer schon makroskopisch sichtbaren und auch den älteren Autoren bekannten Zone der spongiösen Drüsenschicht *Sp.*

Die allmähliche Ausbildung dieser ist in der Reihe der schematischen Figuren dargestellt.

Wenn sie besonders gut entwickelt, vielleicht auch durch die Behandlung etwas hervorgehoben ist, so nimmt sie sich aus, wie dies Fig. 7 zeigt. Diese Figur würde Folgendes erkennen lassen: Rechts oben bei *Cmp.* findet sich die compacte Placentarschicht, an welche sich nach unten die Spongiosa *Sp.*, weiterhin die tiefe Drüsenlage *T. D.* nach aussen (links) der grüne Ring anschliesst. Man erkennt, wie sich das Extravasat bereits ziemlich weit proximalwärts über die oberflächliche compacte Placentarschicht herüberlegt, deren Rand dabei nicht unerheblich nach unten drückend.

Die compacte Schicht reicht aber nach aussen nicht so weit, wie der grüne Rand, sondern dieser stösst in seinem Kuppenabschnitt nach unten an die Spongiosa; der Ectoblast, der das Extravasat überzieht, senkt sich nun mit einer weit in die Tiefe reichenden Falte *A. F.* zwischen die Balken der Spongiosa ein und so entsteht das Bild, wie es eben nach den schematischen Figuren beschrieben ist. Die Drüsen der Spongiosa fallen dann rasch gegen die kleinen Bischoff'schen Drüsen der Uterusoberfläche ab. Weiterhin ist in der Figur eine jetzt bereits bemerkbare, ebenfalls späterhin auffällige Erscheinung an den Drüsenbalken der Spongiosa angegeben Einzelne der Balken stehen nämlich auf den Schnittpräparaten nach oben nicht im Zusammenhang mit der compacten Schicht, sondern enden frei (vergl. *D. S*). Dabei erscheint vielfach an dem oberen Rande das Epithel unterbrochen und das Bindegewebe quillt gewissermaassen nach aussen, wie dies in Fig. 8 dargestellt ist.

---

[1] Die Bezeichnung wird verständlich, wenn man ältere Stadien, z. B. Fig. 7, vergleicht.


Digitized by Google

Ich finde solche Bilder auch bei schonendster Behandlung der Placenten auf den Durchschnitten regelmässig vor. Ich möchte dieselben auch nicht ohne Weiteres für Kunstproducte erklären, sondern wenigstens die Annahme offen lassen, dass es sich hier um eine theilweise vorzeitige Lösung in den Septen der Spongiosa handeln könnte.

Endlich zeigt die Figur noch eine bisweilen deutliche Schichtung der Extravasatmasse, die aber in vielen Fällen an den Praeparaten auch fehlt.

IV. Der grüne Saum in der letzten Hälfte der Tragzeit.

Während der zweiten Hälfte der Trächtigkeit nimmt der Saum sehr erheblich an Ausdehnung zu. Bei einer Gesammtbreite einer reifen Placenta von etwa $4^1/_2$ cm (mittelgrosse Hündin) ist derselbe an jeder Seite etwa 1 cm breit; es nehmen die beiden Ränder also $^2/_5$ der ganzen Placentaroberfläche ein. Die Zunahme des Randes ist aber nicht nur eine absolute, sondern auch eine relative, da das Verhältniss der beiden grünen Säume zu der Gesammtoberfläche am Ende etwa der vierten Woche auch nicht annähernd so gross ist. Rechnet man dazu noch, dass hier und da auch in der Mitte der Placenta noch grüne Inseln vorkommen, so ist der Theil der Placenta, der nicht in den Kreislauf einbezogen ist, nicht unbedeutend.

Bei der frischen Untersuchung des Ringes tritt eine auffällige neue Erscheinung zu Tage, es kommen nämlich zahllose Blutkrystalle, welche sich in früherer Zeit noch nicht finden, vor, dieselben sind bereits von Bischoff beschrieben. Es sind meist lange, etwas grüngelblich (ähnlich wie frische Blutkörper) gefärbte Objecte (Fig. 12) und in ungeheurer Menge in der grünen Masse vorhanden. Die Krystalle erhalten sich auch in den conservirten Praeparaten nach Erhärtung in Müller'scher Flüssigkeit recht gut, an Pikrinsäurepraeparaten sind dieselben dagegen meist zu einer formlosen Masse verschmolzen. Sie sind als Haemoglobinkrystalle anzusehen.

Von den auf den Durchschnitten auftretenden Veränderungen wäre zu bemerken, dass die Falte, welche sich über die compacte Placentarschicht herüberlegt, immer deutlicher wird, wie dies die Figuren *f* und *g* zeigen.

Dann fängt die seröse Hülle — bereits in früherer Zeit kürzere, jetzt längere — Sprossen und Falten in das Innere des Extravasates zu treiben an. Tafani hat dieselbe ebenfalls beobachtet und beschrieben. Sie sind nicht in allen Stadien gleichmässig entwickelt, z. B. in dem jüngeren *e* viel stärker als in dem älteren *f* und erscheinen auf dem Durchschnitt als baumförmige


Digitized by Google

Figuren, deren letzte Ausläufer bis tief in das Innere der Extravasatmasse hineinreichen.

Wenn die Allantois sich auf der Innenfläche der serösen Hülle auszubreiten angefangen hat, dann dringt ihr Bindegewebe und ihr Gefässsystem auch in die Falten ein. Diese werden dann im Aussehen den menschlichen Zotten auf dem Durchschnitt nicht unähnlich, insofern auch sie eine äussere Lage von Epithel und einen Kern von embryonaler Bindesubstanz mit Gefässen erkennen lassen, wenn auch die Form im Uebrigen abweicht; bei den hier auftretenden Gebilden handelt es sich um breite, faltenartige Vorsprünge und nicht um zweigartig verästelte Objecte. Auch das Epithel — die Ectoblastlage der serösen Hülle — bietet ein anderes Aussehen, als bei den menschlichen Chorionzotten. Die Zellen sind nämlich auch jetzt dick angefüllt mit mütterlichen Blutkörpern. Wenn neben der serösen Hülle noch ziemlich unverändertes Blut liegt, kann es bisweilen schwierig sein, zu erkennen, wo der Ectoblast aufhört und die freie Blutmasse anfängt.

Fig. 9 zeigt den senkrechten Durchschnitt durch ein kleines Stück des Ectoblast der serösen Hülle *Ect.*, wie man denselben am Ende der mittleren oder Anfang der späteren Zeit bekommt. Dem Ectoblast liegt auf der einen Seite die Hautplatte *Hp.*, auf der anderen das Extravasat *Ex.* an. Durch den Farbenton heben sich die in den Ectoblastzellen enthaltenen und diese rund um den hellen Kern bis zur Basis ausfüllenden Blutkörper von den frei liegenden (*Ex.*) ab.

In anderen Ectoblastzellen liegen dann Körnchen — feiner und gröber — die durch ihr Aussehen und ihre Farbe noch die Herkunft von den Blutkörpern erkennen lassen. Fig. 9a stellt, bei sehr starker Vergrösserung gezeichnet, einige Ectoblastzellen dar, welche Blutkörper in allen möglichen Stadien der Veränderung, auch zu Klumpen geballte Krümel, enthalten. Die Zellen bekommen schliesslich ein eigenthümliches grobkörniges Aussehen, wie dies Fig. 10 lehrt. Dieselbe zeigt einen Theil des halb schräg getroffenen Chorionectoblasten ebenfalls mit ansitzender Hautplatte. Neben dem Ectoblast liegen dann die grossen Schollen des grünen Farbstoffes.

Fig. 11 endlich giebt einen Durchschnitt wieder, wie man denselben vom Rande der nahezu reifen Placenta unmittelbar vor dem Wurf bekommt.

Der Ring überlagert auch hier mit seiner Falte die compacte Placentarschicht. Bereits unmittelbar an der Abgangsstelle von dieser treibt der Ectoblast seine Vorsprünge in das Innere des Ringes; an seiner Aussenfläche lagert vorwiegend grüne Masse; zwischen seinen Falten liegen die Blutkrystalle und von aussen dringen mit dem Ectoblast die Allantoisgefässe in die Tiefe.

Digitized by Google

Der Ectoblast biegt am Kuppenrande des Ringes in der Tiefe nach unten und dann wieder nach innen um, so im weiten Bogen die Extravasatmasse einhüllend und greift bei *A.F.* tief in die Oeffnungen der Uterindrüsen ein, so wenigstens annähernd auch an dieser Seite einen Abschluss für die Extravasatmasse liefernd.

An dem proximalen Rande des Extravasates und ganz in dessen Tiefe, der compacten Placentarschicht anliegend, ist durch einen bräunlichen Farbenton der Theil hervorgehoben, der am frischen Object durch seine rote Farbe und dadurch, dass er die Blutkörper noch gar nicht oder verhältnissmässig wenig verändert und ohne grüne Schollen zeigt, sich als der jüngste Abschnitt der ausgetretenen Blutmasse documentirt.[1]

Fasse ich das, was aus der Reihe der oben beschriebenen Praeparate hervorgeht, zu einem einheitlichen Bilde über die Entwickelung des grünen Saumes kurz zusammen, so würde sich etwa das Folgende ergeben.

Die Verschmelzung der Eihäute mit der Uteruswand zur Bildung der Placenta, findet im Bereich einer mittleren gürtelförmigen Zone des citronenförmigen Eies etwa Ende der dritten Woche der Trächtigkeit statt, die beiden Kuppen des Eies bleiben frei in der Uterinhöhle liegen. In dem Bereich der Placentarstelle sind die Mündungen der meisten Uterindrüsen vor der Anlagerung des Ectoblast nach oben hin verschlossen und zwar durch Bindegewebe, dem eine dünne Epithelschicht aufliegt. Die Verschmelzung des Ectoblast mit der Uterinoberfläche im Bereich dieser Zone ist eine ausserordentlich innige, flächenhafte. An dem Rande der Placentaranlage dagegen bleiben einzelne kleine Lücken zwischen Ectoblast und Uteruswand und in diese hinein, sowie ausserhalb von denselben zwischen die (hier theils geschlossenen, theils offenen) Uterindrüsen und dem Ectoblast des Embryo beginnt etwa vom 22. und 23. Tage der Trächtigkeit an sich mütterliches Blut zu ergiessen. Ein Theil der Blutkörperchen wird alsbald von den Ectoblastzellen der serösen Hülle, die dem Extravasat von aussen anliegen, aufgenommen, zugleich beginnt das Auftreten eines grünen Farbstoffes in dem Blut, der theilweise in der Extravasatmasse selbst zum Theil in den Ectoblastzellen seine Lage hat.

Es wäre möglich, dass er in den letzteren gebildet wird, doch ist ein sicherer Nachweis hierfür bis jetzt nicht zu erbringen, da die grünen Massen,

[1] In einzelnen Fällen besteht dieser Abschnitt ebenfalls lediglich aus den beschriebenen Krystallen.



ebenso wie die Blutkörperchen, auch von den Ectoblastzellen aufgenommen sein können.

Ueberhaupt ist die genauere Art und Weise, auf welche sich der grüne Farbstoff aus dem Blute herausbildet, aus den bis jetzt vorliegenden Objecten nicht sicher zu erschliessen; es finden sich in der Extravasatmasse selbst kaum oder doch nur sehr wenig Uebergangsformen, welche auf eine directe Producirung innerhalb dieser hinweisen. Die Aufnahme von mütterlichen rothen Blutkörpern durch die fötalen Zellen erscheint als ein ganz eigenartiger, sonst für die Placenten anderer Thiere nicht bekannter Vorgang. Am nächsten würde demselben wohl kommen, was Bonnet bei seinen interessanten Untersuchungen über die Uterinmilch der Wiederkäuer und deren Aufnahme durch die Ectoblastzellen des Embryo fand, indem auch hier wenigstens es sich um directe Aufnahme von morphologischen Bestandtheilen durch die fötalen Zellen handelt, von Bestandtheilen, welche von dem mütterlichen Organismus producirt sind. Aus der Embryologie der niederen Wirbelthiere lässt sich als Vergleichsobject am ehesten noch die bekannte Aufnahme von Dotterpartikeln durch die fötalen Zellen in meroblastischen Eiern heranziehen, wenn auch die Vorgänge natürlich im Einzelnen nicht unerheblich von einander abweichen.

In dem weiteren Fortschreiten der Entwickelung vergrössert sich dann der Ring nicht nur absolut, sondern auch relativ in seinem Verhältniss zur Placenta, indem in der Tiefe seines proximalen Randes sich stets neue Blutmassen aus den mütterlichen Gefässen ergiessen. Diese erfahren weiterhin erhebliche Umwandlungen und dienen zur Production des grünen Farbstoffes. Neben diesem findet man während der zweiten Hälfte der Trächtigkeit sowohl am frischen als am geeignet conservirten Praeparat eine ungeheuere Masse von Krystallen in dem Ringe vor.

Die gesammte Masse liegt in jeder Zeit der Entwickelung zwischen die Uteruswand und die Eihäute eingelagert und reicht theilweise tief in die Uterindrüsen hinein.

Der Ectoblast des Embryo, der sich ursprünglich glatt über die äussere Fläche des Extravasates herüberzieht, fängt an Vorsprünge in dasselbe hineinzutreiben, die als Falten in das Innere eindringen, so dass auf dem Durchschnitt eigenthümliche baumförmige Verästelungen des fötalen Gewebes erscheinen; dieselben bestehen weiterhin auch nicht allein aus dem Ectoblast, sondern auch aus fötalem Bindegewebe und aus den Gefässen der Allantois. Die Ectoblastzellen erscheinen bis in die späteste Zeit hinein mit Blutkörperchen vollgepfropft, ebenso mit den grünen Umwandlungsproducten derselben. Die Letzteren liegen denn auch vorwiegend dicht um die Ectoblastvorsprünge des Embryo herum. Die jüngeren Abschnitte des

Digitized by Google

Extravasates bestehen aus geronnenen Massen, die schon makroskopisch durch ihre röthliche Farbe kenntlich sind, in denen sich dann die Blutkörperchen noch verhältnissmässig wohlerhalten vorfinden können.

Ueber die etwaige Bedeutung des gesammten Vorganges hypothetische Erörterungen, über den Boden der thatsächlichen Beobachtungen hinausgehend, anzustellen, will ich mir an dieser Stelle versagen.

Ich möchte nur zufügen, dass, wie aus dem oben Auseinandergesetzten auch ersichtlich ist, der Vorgang mit dem Auftreten von Farbstoffen, wie das von dem Dottersacksepithel vieler Thiere ja bekannt ist, nichts gemeinsam hat.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XIII.)

Gemeinsame Bezeichnungen der Figuren:

Cmp. = Compacte Placentarzone.
Sp. = Spongiöse Drüsenschicht.
T. D. = Tiefe Drüsenschicht.
A. F. = Aussenfalte (Grenze des Extravasates kuppenwärts).
D. S. = Drüsensepta der Spongiosa.
Z. = Zotten.
P. = Placentaranlage.
K. = Kuppentheil des Eies.
Ect. = Ectoblast.
Hp. = Hautplatte.
Df. = Darmfaserplatte.
Ent. = Entoblast.
Bl. = Austrittsstelle des Blutes.
Bk. = Blutkörper.
U. E. = Uterusepithel.
D. B. = Freier Drüsenbalken der Spongiosa.
Ex. = Extravasat.

Die Figuren a—g geben in schematischer Darstellung, aber mit der Loupe sämmtlich bei gleicher Vergrösserung nach Praeparaten entworfen, eine Darstellung von dem Verhalten der Placentarrandes aus der Zeit vor dem Auftreten des grünen Saumes bis zu der vollständigen Reife der Placenta.

In allen Figuren ist vom Embryo nur der Ectoblast und zwar als gelbe Lage gezeichnet. Das Uterusepithel ist blau angegeben, das Extravasat braun.

Fig. a. Durchschnitt durch den Rand einer in Bildung begriffenen Placenta von 20 Tagen. Rechts von *' Anlage der Placenta. Flächenhafte Verbindung des Ectoblast mit dem Uterusepithel (eine Drüsenöffnung wird von diesem überbrückt). Links von * Bereich der Kuppe, Ectoblast nicht verbunden mit dem Uterusepithel; zwischen * und *' Zone der lockeren Verbindung von Ectoblast und Uteruswand.

Fig. b. Placenta von 21 Tagen. Erste Bildung des Extravasates zwischen Ectoblast und Uterusepithel. Dasselbe liegt theils links neben * in der Kuppe, theils in der Zone der lockeren Verbindung zwischen Ectoblast und Uterus.

Figg. c und d. Durchschnitte durch Placenten etwa in der vierten Woche, welche die Vergrösserung des Extravasates zeigen.

Fig. e. Placenta von etwa fünf Wochen. Vergrösserung des Extravasates. Der Ectoblast treibt Falten in dasselbe hinein, in denen zu dieser Zeit bereits die in der Figur nicht dargestellten Allantoisgefässe vorhanden sind. Das Extravasat stösst placentarwärts (rechts von *') an eine breite, als compacte Placentarschicht (*Cmp.*) bezeichnete Zone und wird nach aussen (kuppenwärts) und in der Tiefe durch eine Falte *A. F.* abgegrenzt. Diese greift zwischen baumförmige Verästelungen der Balken von der spongiösen Placentarschicht *Sp.*, deren Entwickelung aus der Reihenfolge der Figuren ersichtlich ist.

Digitized by Google

Fig. f. Placenta von sieben bis acht Wochen. Weitere Vergrösserung des Extravasates, dasselbe überlagert mehr und mehr die Ausläufer der *Sp.* nach links.

Fig. g. Bild von der reifen Placenta. Das Extravasat überlagert jetzt auch nicht unerheblich den Rand der compacten Placentarschicht und drückt denselben gewissermaassen nach unten. Das Ineinandergreifen der Aussenfalte des Ectoblasts (gelb) und der Drüsensepta *D. S.* (blau) der letzten Ausläufer der spongiösen Placentarschicht ist hier auffälliger als in irgend einem der früheren Stadien.

Figg. 1 und 2. Der grüne Saum in erster Anlage von einem Ei von 21 Tagen nach Eröffnung von Uterus und Eisack, von der Innenfläche des letzteren her gesehen. *P.* Placentaranlage, *K.* Kuppentheil des Eies. Die Linie *a—b* bezeichnet die Stelle, von welcher etwa der Durchschnitt Fig. b genommen ist.

Fig. 3. Der grüne Ring aus mittlerer Entwickelungszeit, ebenso wie Fig. 1 und 2 nach dem frischen Praeparat gezeichnet.

Fig. 4. Durchschnitt durch Uteruswand, Extravasat und Eihäute. Die Figur zeigt die Lage des Extravasates zwischen dem Epithel des Uterus und dem Ectoblast. Bei *Bl.* Unterbrechung des Epithels, muthmaassliche Austrittsstelle des Blutes. Der Schnitt würde etwa der Stelle links vom * der Fig. b entsprechen. 21 Tage alt. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 3.

Fig. 5. Ein Stück desselben Schnittes bei stärkerer Vergrösserung, welche die Grenzen der Blutkörperchen, sowie die Aufnahme von Blutkörperchen durch die Zellen des Ectoblast zeigt. Grüner Farbstoff theils frei in letzterem, theils frei im Extravasat. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 3.

Fi. 6. Durchschnitt von derselben Placenta links von *' der Fig. b. Der Ectoblast ist vollgepfropft mit Blutkörpern in allen möglichen Stadien der Veränderung, ebenso grüne Körper in demselben. Das Uterusepithel *U. E.* zeigt an dieser Stelle nicht regelmässige Anordnung wie in Fig. 5. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 7.

Fig. 7. Placenta von fünf Wochen. Ueberlagerung der compacten Placentarschicht durch das (geschichtete) Extravasat. In der spongiösen Placentarschicht enden einzelne Drüsenbalken nach oben ohne Zusammenhang mit der Compacta (*D. B.*).

Fig. 8. Das Ende eines solchen Drüsenbalkens bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 9. Durchschnitt durch die seröse Hülle und das Extravasat aus mittlerer oder älterer Entwickelungszeit. Die Ectoblastzellen sind vollständig gefüllt mit Blutkörperchen. Das Blut des Extravasates ist durch einen dunkleren Farbenton von dem in den Zellen enthaltenen unterschieden.

Fig. 9 a. Veränderung der rothen Blutkörper innerhalb der Ectoblastzellen. Vergr. Leitz, Oc. 1, Obj. 9.

Fig. 10. Schrägschnitt durch die seröse Hülle und die anliegenden, stark mit grüner Farbe durchsetzten Extravasatmassen.

Fig. 11. Rand der reifen Placenta. Die braune Stelle ist die frische Extravasatmasse.

Fig. 12. Blutkrystalle aus demselben Schnitt bei starker Vergrösserung.

Digitized by Google

Untersuchungen über den Bau der Placenta.

I. Die Anlagerung des Eies an die Uteruswand.

Von

Prof. Dr. H. Strahl
in Marburg.

(Hierzu Taf. XIV.)

Bei Gelegenheit von Versuchen, welche ich über die Färbung junger Säugethierembryonen mit Anilinfarben anstellte, fand ich nach geeigneter Vorbehandlung an Schnittpraeparaten, dass der Ectodermawulst des Kaninchens zwei in Farbenreaction und in Form und Lagenverhältniss der Kerne wohl von einander unterscheidbare Abschnitte zeigt. Der eine nach oben belegen, stellt eine feinkörnige protoplasmatische Masse dar, welche sich z. B. in Safranin (mit nachfolgender Pikrinsäureextraction) ziemlich dunkel färbt, Zellengrenzen nicht erkennen lässt und deren Kerne verhältnissmässig gross und zum Theil auffällig arm an Chromatin sind. Die tiefere Lage des Ectodermawulstes stimmte in Bau, Aussehen, Form und Färbbarkeit vielmehr mit den Ectoblastzellen des Embryonalkörpers also z. B. des Medullarrohres überein. An der Grenze der beiden Theile gegeneinander fand sich, der tieferen Lage angehörend, eine Reihe von Kerntheilungsfiguren vor in ähnlicher Anordnung, wie dieselbe an der Oberfläche des Ectoblastes vielfach beobachtet ist.

Als ich dann weiterhin Durchschnittspraeparate anfertigte, welche die gesammte Uterinwand und den Embryo enthielten, konnte ich feststellen, dass der obere Theil des Wulstes aus gewucherten Uterusepithelien, der tiefere aus embryonalen Zellen besteht, dass es sich hier also um Eigenthümlichkeiten in der Anlagerung des Embryo an die Uteruswand handelte.

Ich suchte dann nach Vergleichsobjecten aus anderen Thierclassen und fand — zunächst bei Maulwurf und Hund — in manchen Beziehungen

Digitized by Google

ähnliche Vorgänge, wenn auch bei allen drei genannten Thierformen die Bilder im Einzelnen sehr von einander abweichen. Ich habe über die Vorgänge bereits kurz in der Marburger naturforschenden Gesellschaft berichtet[1] und möchte in dem Folgenden dieselben in etwas ausführlicherer Darstellung schildern, um so mehr als ein Theil der vorliegenden Untersuchungsobjecte noch kaum einer eingehenden Bearbeitung unterworfen ist, während bei einem anderen die Urtheile der Autoren so beträchtlich auseinandergehen, dass auch hier eine Nachuntersuchung mit besseren Methoden wünschenswerth erschien.

Brauchbare Beobachtungen über den Vorgang der ersten Anlagerung des Eies an die Uteruswand aus früherer Zeit sind, im Gegensatz zu der sonst so reichen Placentarlitteratur, nicht gerade viel vorhanden, ein Umstand, der wohl damit zusammenhängt, dass ein Theil der hierfür nothwendigen Untersuchungen nur mit Hülfe der neueren technischen Methoden möglich zu machen ist.

Die Untersuchungen von Kaninchen, Maulwurf und Hund haben nun ergeben, dass bei allen drei Thiergruppen vor oder während der festeren Anlagerung des Embryo an den Uterus behufs Bildung der Placenta es zu einem entweder ganz oder nahezu vollständigen Verschluss der Uterindrüsen kommt, dass aber die Art und Weise, wie dieser sich bildet, bei den verschiedenen Thieren durchaus abweichend ist.

Um einen Einblick in die Vereinigung des Eies mit der Uteruswand zu erhalten, ist es nöthig, Schnittpraeparate durch die möglichst in situ erhaltenen Embryonen und die Uteruswand zu legen. Um ausserdem möglichst wenig von einander abweichende Objecte zu haben oder um wenigstens die Differenzen nicht auf die Behandlung der Objecte schieben zu müssen, wurden die Praeparate sämmtlich in gleicher Weise hergestellt. Die Uteri wurden (bei Kaninchen und Hund sofort nach dem Tödten des Thieres, beim Maulwurf möglichst rasch nach dem Fang) in Kleinenberg'scher Flüssigkeit fixirt, mit allmählich verstärktem Alkohol nachbehandelt und schliesslich in Chloroformparaffin eingebettet. Gefärbt wurde entweder *in toto* mit Boraxcarmin oder, wenn erforderlich, nach Aufkleben der Schnitte auf dem Objectträger mit Quittenschleim (Born und Wieger) durch Saffranin mit nachfolgender Alkohol- oder alkoholischer Pikrinsäureextraction.

I. Kaninchen.

In Fig. 2 ist der Querschnitt durch einen Kaninchenembryo mit fünf bis sechs Urwirbeln dargestellt. Neben dem Durchschnitt durch den Embryonalkörper liegt jederseits der durch den Ectodermawulst. Man erkennt,

[1] *Sitzungsberichte* vom 18. Januar 1888 und 6. Juli 1888.

Digitized by Google

dass dieser aus einer oberen dunkleren und einer unteren helleren Schicht besteht, die kleinen dunklen Flecke an dem oberen Rande der letzteren sind Kerntheilungsfiguren.

Die Schnittserie enthält zugleich die Uteruswand, dieselbe ist aber in der Figur, da der Embryo auf diesen und den anliegenden Schnitten keinen Zusammenhang mit ihr zeigt, nicht dargestellt. Verfolge ich nun die Schnitte der Serie in der Richtung nach dem hinteren Embryonalende, so bekomme ich bald hinter diesem ein Bild, wie es Fig. 3 wiedergiebt.

Dieselbe enthält den Rand des Uterus und den oberen Theil des Eisackes unmittelbar hinter dem Embryo; Pleuroperitonealhöhle in der Mitte, neben derselben beiderseits den Ectodermawulst. Man erkennt auch hier wieder die beiden Theile des Ectodermawulstes, sieht aber nun, wie der obere derselben in der Mitte auf eine Strecke mit der Uteruswand in feste Verbindung tritt, ja eigentlich als die directe Fortsetzung desselben erscheint.

Die Uteruswand selbst lässt an der Stelle, an der die Eihäute weiter von ihr abliegen, die frei gegen die Oberfläche mündenden Uterindrüsen erkennen. Die Letzteren sind ungemein ausgedehnt, besitzen aber ein sehr wohl erhaltenes Epithel an ihrer Oberfläche, das nur stärker als sonst erscheint. Da, wo der Wulst näher an den Uterus sich anlegt, bemerkt man noch eine weitere, ganz ausserordentliche Zunahme in der Masse der Epithelzellen.

Gegenüber der Mitte des Ectodermawulstes gehen also die gewucherten Uterusepithelien unmittelbar und ohne Grenze in diejenige Schicht über, welche oben als die oberflächliche Lage des Wulstes bezeichnet wurde. Da nun ausserdem die Kerne der beiden Theile in Aussehen, Form, Grösse, Färbbarkeit völlig übereinstimmen, so geht man wohl mit der Annahme nicht fehl, dass es sich um eine eigenthümliche Wucherung des Uterusepithels handelt, und dass demgemäss die obere Lage des Wulstes, sowohl in Fig. 2 als 3, als mütterliches Epithelgewebe anzusehen ist.

Man wird demgemäss sich den Vorgang, welcher sich hier abspielt, in der Weise deuten müssen, dass man annimmt, es wuchert das Epithel der Uterindrüsen, welche selbst sehr stark vergrössert sind, zuerst an einer kleinen circumscripten Stelle. Durch diese Wucherung wird an der genannten Stelle einmal ein Verschluss der Drüsen an der Uterusoberfläche herbeigeführt, sodann aber auch eine Verbindung der Uteruswand mit der gegenüberliegenden Stelle des Ectodermawulstes. Von diesem Punkt aus breitet sich dann vorwiegend nach vorn und nach den Seiten die mütterliche Zellenmasse in Zusammenhang nicht mit der Uteruswand (abgesehen von der ersten Wucherungsstelle), sondern mit dem Ectodermawulst des Embryo aus, ohne also zunächst mit der Uteruswand selbst anders als an der obengenannten kleinen Stelle in Zusammenhang zu stehen.

Digitized by Google

Es ist dieser Vorgang von Bedeutung für die weitere Anlagerung des Embryo an die Uteruswand. Es leuchtet sofort ein, dass, sobald der Ectoblast sich jetzt in weiterer Ausdehnung fest an die Uteruswand anlegt, also z. B. an einer Stelle *a* in Fig. 3, dass sich dann immer zwischen ihn und zwischen die Mündungen der noch offenen Uterindrüsen mütterliches Epithelgewebe einlagern wird. Es kommt demnach auch an dieser Stelle niemals zu einem Einwachsen des Ectoblastes in offene Uterindrüsen, sondern diese werden stets in nach oben abgeschlossene kleine Räume verwandelt. Es sind also die Vertiefungen, in welche sich die alsbald auftretenden kleinen Ectoblastzotten einsenken, durchaus neugebildet und stehen nicht in Zusammenhang mit den ursprünglichen Uterindrüsen. Ein Einwachsen von Zotten in offene Uterindrüsen, wie es für das Kaninchen angegeben ist, wäre demgemäss an dieser Stelle ausgeschlossen.

Die Ausbreitung des mütterlichen Gewebes auf den Ectoblastzellen des Embryo geht in späterer Zeit nicht mehr so rasch vor sich, wie in der eben beschriebenen, man findet dann auch den freien Theil des doppelten Wulstes nicht mehr in gleicher Ausdehnung, wie z. B. in Fig. 2 vor. Wohl regelmässig aber ist auch dann noch in dem Winkel, in dem Ectoblast und Uteruswand aneinanderstossen, ein dicker Klumpen der gewucherten Uterusepithelien zu finden; man hat also auch dann noch alle Ursache anzunehmen, dass der Vorgang des Drüsenschlusses der gleiche ist, nur wäre er hier auf eine kürzere Strecke beschränkt.

Die erste Andeutung desselben finde ich bei Embryonen etwa vom Anfang des achten Tages, welche zwei bis drei Urwirbel besitzen.

Von den histologischen Vorgängen, welche sich bei der Entwickelung und so starken Vermehrung des Uterusepithels abspielen, würde als besonders auffällig zu erwähnen sein, dass man in der ungeheuren Masse von Kernen so gut wie gar keine von den typischen Kerntheilungsfiguren findet, auch wenn man die für den Nachweis derselben üblichen Vorsichtsmaassregeln und Behandlungsmethoden anwendet. Ich gebe zur Darstellung des feineren histologischen Verhaltens noch eine Figur bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 4). Dieselbe ist nach einem Schnitt dicht neben dem in Fig. 3 dargestellten gezeichnet, und giebt eine Stelle wieder, welche der als *b—c* bezeichneten Strecke der Fig. 3 entspricht. Man erkennt die Wucherung des Uterusepithels; dasselbe macht den Eindruck einer einzigen Protoplasmamasse ohne Zellengrenzen, mit zahllosen eingelagerten kleinen Kernen. Und auch die Auflagerung desselben auf den Ectodermawulst ist eine einzige kernhaltige Protoplasmamasse, die man sich wohl am richtigsten als über den Ectodermawulst sich gewissermassen ausgiessend vorstellt.

Die Kerne, welche unmittelbar an das Uterusepithel anstossen, zeigen

Digitized by Google

fast kein Chromatin, während solches in den grösseren gegen den Ectoblast zu gelegenen reichlich vorhanden ist.

Gegen den Ectoblast zeigt die Protoplasmamasse nur bei schwacher Vergrösserung eine zusammenhängende scharfe Grenzlinie (Fig. 2 und 3). Bei stärkerer (Fig. 4) bemerkt man, dass an einzelnen Stellen eine solche fehlt, dass Protoplasmabrücken die beiden Theile verbinden, welche theils breiter sein können (bei *e*), theils aus feinen Fäden bestehen (*a'*). Ja, an einzelnen Stellen (bei *b*) liegen sogar im Ectoblast grosse Kerne, welche in Form und Farbe ganz den Kernen des Uterusepithels gleichen. Einen Nachweis, dass es solche sind, kann ich selbstverständlich aus diesen Bildern allein nicht führen, doch wollte ich wenigstens auf dieselben aufmerksam machen.

An die gewucherten Uterinepithelien schliessen sich dann die Ectoblastzellen an, deren Theilungsfiguren sich an dem oberen Rande (vergl. die verschiedenen Figuren) befinden.

Als Erklärungsmöglichkeiten für die Erscheinung, dass man solche in dem anliegenden Uterusepithel trotz der zahllosen Kerne vermisst, würde anzuführen sein, dass z. B. die Theilung der Kerne der Uterinepithelien sehr rasch ablaufen könnte, so dass bei der Einwirkung des fixierenden Reagens Theilungsfiguren schon nicht mehr vorhanden sind, während in dem Ectoblast (und in dem Uterusbindegewebe) die Theilung der Kerne langsamer vor sich geht und demnach auch die noch in der Theilung begriffenen Kerne fixirt werden. Oder es wäre möglich, dass bei der ganzen, doch immerhin eigenartigen Erscheinung ein anderer Modus der Kerntheilung stattfände. Schliesslich wäre auch zu erwägen, ob, wie ich dies weiter unten vom Hund beschreiben werde, an anderen tiefen Stellen der Drüsen die Theilung stattfindet; doch vermisse ich auch hier die typischen Theilungsbilder, wenn auch Färbungseigenthümlichkeiten der Kerne, die ich in einen folgenden Abschnitt genauer schildern werde, auf Unterschiede in den Kernen hinweisen (die Kerne der tieferen Drüsentheile geben z. B. bei der Saffraninpikrinsäurebehandlung das Saffranin viel schwerer her, als die höheren).

Einen Einwand, der gegen die obige Darstellung erhoben werden könnte, möchte ich in dem Folgenden gleich begegnen. Man könnte sagen, dass die scheinbar frei auf den Ectoblastzellen liegende Masse der Uterusepithelien von der gegenüberliegenden Uteruswand losgelöst sei und also eigentlich ein Product dieser wäre. Die Bilder, wie Fig. 3 und 4, machen nun durchaus nicht diesen Eindruck auf den Beschauer, denn die Epithelien bilden an genannter Stelle, z. B. gegenüber *a* Fig. 3, eine ganz regelmässige Schicht, in deren Form nichts auf eine Vermehrung hinweist, die vielmehr nach obenhin scharf abgeschnitten erscheint. Die Kerne liegen in den

Digitized by Google

Epithelzellen nahe der Basis (Fig. 4) und über ihnen eine, wenn auch nicht immer breite, protoplasmatische Zone.

Da, wo, wie ich annehme, die Wucherung der Epithelien beginnt, fehlt die Regelmässigkeit der Anordnung der Epithelzellen durchaus; die Kerne liegen unregelmässig durcheinander und man kann eine solche Stelle, auch wenn man bei stärkerer Vergrösserung nur einen Theil derselben im Gesichtsfelde hat, doch sehr wohl erkennen.

Im Uebrigen würde auch bei der Annahme, dass die Protoplasmamasse mit ihren Kernen nicht von einer kleinen circumscripten Stelle, sondern auf breiterer Fläche entstünde, doch für das Verhalten der Drüsen die obige Darstellung keine Aenderung zu erfahren brauchen.

Ein unmittelbares Einwachsen des Ectoblastes in die Uterindrüsen ist ausgeschlossen. Es liegt eben zwischen beiden stets eine trennende mütterliche Epithelschicht.

Endlich gebe ich in Fig. 1 noch den bei Loupenvergrösserung dargestellten Durchschnitt durch einen Kaninchenuterus mit Eisack dicht hinter dem Embryonalkkörper, namentlich des Vergleiches mit dem weiter unten vom Maulwurf und Hund Abgebildeten halber.

Der Durchschnitt zeigt die beiden bekannten Deciduawülste, an die sich jederseits noch einige ebensolche kleinere anreihen; die kleinen braunen Hohlräume sind die bereits Ercolani, dann auch Masquelin und Swaën, auch Kondratowitsch bekannten Gefässscheiden.

Von den Häuten des Eisackes ist der Ectoblast gelb, Mesoblast roth, Entoblast grün (auch in allen folgenden Figuren) dargestellt; das Uterusepithel grau.

Das Letztere zeigt übrigens eine ähnliche Beschaffenheit (protoplasmatische Masse mit eingelagerten kleinen Kernen) auch in dem den Deciduawülsten gegenüberliegenden Abschnitt.

Von früheren Autoren haben bis jetzt nur Masquelin und Swaën wenigstens die Vorgänge, die sich in dieser Zeit in der Uteruswand abspielen, beschrieben. Auch ihnen ist die ausserordentliche Wucherung der Uterusepithelien aufgefallen. Doch haben sie in ihrer Arbeit die eigenthümlichen Beziehungen zum embryonalen Ectoblast nicht gewürdigt, auch mehr Gewicht auf das Verhalten der älteren Stadien vom 10. und 11. Tag gelegt.

Ausserdem hat Klaatsch auf dem Würzburger anatomischen Congress eine Reihe von Durchschnitten demonstrirt, wie ich solche früher und ausführlicher oben geschildert habe. Die Objecte stimmten, abgesehen von kleinen Unterschieden, welche wohl auf verschiedene Behandlungsweisen zurückzuführen sind, mit den meinigen durchaus überein. In Betreff der etwas

Digitized by Google

abweichenden Erklärung, welche Klaatsch für dieselben gab, erscheint es mir zweckmässiger, die in Aussicht gestellte eingehendere Mittheilung abzuwarten, ehe ich in eine Erörterung eingehe.

II. Maulwurf.

Ueber die einschlägigen Verhältnisse in der Entwickelung von Talpa sind bis jetzt, soweit mir bekannt, eingehendere Mittheilungen nicht gemacht.

Die Uteri der Thiere wurden sobald als möglich in Kleinenberg'scher Flüssigkeit conservirt, trotzdem kommt es gerade bei Talpa häufig zu einer verhältnissmässig raschen Ablösung des Epithels von der bindegewebigen Unterlage. Es bleiben aber dabei die histologischen Formelemente durchaus wohl erhalten und bei vorsichtiger Einbettung die Theile soweit in ihrer Lage, dass man sehr wohl verwendbare Praeparate trotz des erwähnten Uebelstandes erhält.

Die eigenthümliche Wucherung des Epithels, wie ich dieselbe oben für das Kaninchen beschrieben habe, vermisse ich beim Maulwurf ganz. Es bleibt hier das Epithel des Uterus sowohl in denjenigen Theilen, in welchen als zukünftigen Placentarstellen es zu einer innigeren Verschmelzung zwischen Ectoblast und Uterusepithel kommt, als auch gegenüber, wo beide Lagen einfach auf einander liegen, als eine dünne Lage cylindrischer oder cubischer Zellen erhalten. Dagegen macht die Bindegewebsschicht an den zukünftigen Placentarstellen einen erheblichen Wucherungsprocess durch und zwar nimmt dieser seinen Anfang bereits zu einer Zeit, in welcher die Ansatzstellen der Eier in dem Uterus eben als kleine Knoten äusserlich sichtbar sind.

Den Durchschnitt durch einen Uterus nebst Ei aus dieser Zeit zeigt Fig. 5. Etwa in den dem Mesometrium gegenüberliegenden zwei Dritteln der Uteruswand ist diese um das Doppelte stärker, als in dem mesometralen Drittel. Diese Verdickung kommt auf Rechnung einer Bindegewebslage, welche verhältnissmässig stark und nach oben hin durch ein Epithel abgeschlossen ist. Die Drüsen liegen mit ihren Körpern unterhalb der genannten Bindegewebslage, wo dieselben eine nicht unbeträchtliche Schicht darstellen. Nur einzelne spärliche Epithelgänge durchsetzen die Bindegewebschicht, um an der Oberfläche auszumünden. Die andere Hälfte des Uterus ist dünnwandig. Die Oberfläche ist nicht glatt, sondern durch zahlreiche dicht nebeneinander stehende Vertiefungen, in welche die Drüsen münden, eingekerbt. Der Embryo ist im Begriff sich an den Uterus fest anzulegen (in der Figur ist von der etwas geschrumpften Keimblase nur die — gelb gezeichnete — Ectoblastlage dargestellt).

Digitized by Google

Fig. 6 zeigt die Stelle zwischen *a* und *b* der Fig. 5 bei stärkerer Vergrösserung. Man erkennt die beiden aus cubischen Zellen bestehenden Schichten, welche sich eben aneinander legen. Der Ectoblast (*Ect.*) und das Uterusepithel (*Ep.*) sind annähernd von gleicher Stärke, unter dem Epithel liegt die dicke Bindegewebslage, dann folgen die Drüsen, von denen nur die oberste Lage dargestellt ist.

Auch hier wäre also ein Einwachsen von Zotten in offene Drüsen für den grössten Theil der Placentaroberfläche auszuschliessen, wie dies schon Lieberkühn angab. Nur an den wenigen Ausmündungsstellen ist eine Verlegung dieser durch Ectoblastzellen möglich.

Vergleicht man noch einmal Fig. 1 und 5, so ist auffällig, dass die Stelle der Placentaranlage sich bei Talpa nicht wie beim Kaninchen an der Seite des Mesometrium befindet, sondern an der gebenüberliegenden Seite gebildet wird. Das gleiche Verhalten, das ich bereits früher beschrieb, findet sich auch, wie neuerdings Hubrecht und Keibel berichten, bei Erinaceus und nach Frommel bei Myotus murinus. Es dies ist vom entwickelungs-mechanischen Standpunkt aus von besonderem Interesse, vornehmlich bezüglich der Bildung des Amnion. Beim Kaninchen liegt, wie bekannt, die Placentarstelle am Mesometrium (also bei gewöhnlicher Haltung nach dem Rücken des Mutterthieres) und da der Embryo in der frühen Zeit mit seiner Ectoblastfläche dieser anliegt, so liegt demnach der Rücken des Embryo nach oben, der Dottersack nach unten. Die Lage des Embryo ist also hier geradeso, wie bei den meroblastischen Eiern der Vögel und Reptilien, da auch bei letzteren (Lac. vivipara auch in späteren Stadien besonders auffällig) in dem Eileiter die Eier stets so liegen, dass der Embryo gegen den Rücken des Mutterthieres sieht.

Bei Talpa dagegen würde die Lage gerade umgekehrt sein, es liegt der Rücken des Embryo gegen die Bauchfläche des Mutterthieres und man kann demgemäss hier nicht die Vorstellung haben, als ob der Embryo vermöge seiner Schwere in den Eisack einsinkt, und dass es so zur Bildung eines Amnion kommt, wie auch ein Theil der neueren Autoren annimmt, vielmehr rückt der Embryo bei Bildung des Amnion in die Höhe; ebenso wächst bei diesen Thieren die Allantois nicht nach oben, sondern nach unten gegen den Uterus zu.

Wie die weiter unten vom Hund abgebildeten Figuren lehren, kann bei diesem sogar der Embryo so an der Seite der Uterus liegen, dass die eine Amnionfalte nach unten die andere nach oben geht.

Bei den Druckverhältnissen innerhalb des Uterus wird man von einem eigentlichen Einsinken des Embryo in den Eisack überhaupt kaum reden können, mag derselbe liegen, wie er will. Dass im übrigen ein Amnion auch bei meroblastischen Eiern sich bilden kann, ohne dass der Embryo

Digitized by Google

in den Dotter einsinken kann, sondern dass er geeigneten Falles gegen diesen in die Höhe steigt, lehren die von Gasser und mir gemachten Drehungsversuche an Gänseeiern, über welche ich in einer Discussion auf dem Würzburger Anatomencongress berichtete.

Vergleicht man den eigentlichen Anlagerungsvorgang von Talpa mit dem vom Kaninchen beschriebenen, so ergeben sich eine Reihe nicht unwesentlicher Unterschiede neben einer gewissen principiellen Uebereinstimmung.

Was zunächst die letztere anlangt, so würde sie darin bestehen, dass es bei beiden Objecten zur Bildung einer Fläche kommt, welche vom Uterusepithel oder wenigstens von Abkömmlingen der Zellen desselben überzogen ist. Das Einwachsen des Ectoblastes und seiner Zotten muss in diese Fläche hinein stattfinden, da bei der Bildung derselben die Mündungen der Uterindrüsen entweder völlig oder doch nahezu ganz verschlossen sind, und so ist damit auch ein Einwachsen der Zotten in Drüsen unmöglich gemacht.

Die Bilder im Einzelnen sind allerdings, wie erwähnt, recht verschieden. Die Wucherung des Bindegewebes ist in dem einen Falle bei Talpa eine flächenhafte, so dass sie in ihrer Form der äusseren Form der späteren Placenta entspricht, sie ist also von vornherein eine discoidale. Beim Kaninchen sind es vorgebildete Schleimhautfalten, welche die ganze Innenwand des Uterus gleichmässig überziehen und nun an einer Stelle, an der sich der Embryo anlagert, zu wuchern anfangen. Demnach findet man auch bei der Eröffnung des Uterus, wie oben beschrieben, nicht eine kleine discoidale Placenta materna in erster Anlage vor, sondern diese besteht aus zwei oder drei nebeneinander gelagerten kleinen Wülsten, welche parallel der Längsrichtung des Uterus verlaufen. Beim Kaninchen liegen auf der Oberfläche dieser Deciduawülste die stark erweiterten Drüsen, eine neben der anderen und münden sie zunächst alle frei an der Oberfläche. Die Bindegewebswucherung, die zur Anlage der Deciduawülste führt, findet unter den Uterindrüsen statt, hebt diese letzteren in die Höhe. Die Drüsen bleiben dabei eine neben der anderen liegen.

Die Bindegewebslage bei Talpa dagegen findet sich über den Uterindrüsen; diese werden von ihr nicht in die Höhe gehoben, sondern vielmehr überdeckt und nur spärliche Ausführungsgänge durchsetzen dieselbe.

III. Hund.

Für die Beurtheilung der Formenverhältnisse des Uterus zur Zeit der Anlagerung der Keimblase an seine Wand beim Hunde ist es wünschenswerth, die Darstellung ausgehen zu lassen von der Beschreibung des nicht trächtigen Uterus.

Digitized by Google

Die vielen von einander abweichenden Beurtheilungen, welche die Placentarbildung des Hundes erfahren hat, wären möglicherweise vermieden, wenn die Autoren von der Betrachtung dieses Objectes ausgegangen wären.

Es bietet allerdings schon die Untersuchung dieses anscheinend einfachen Gegenstandes einige Schwierigkeiten. Wenn man nämlich die Uteri einer Reihe von nicht trächtigen Hündinnen untersucht, so kann es kommen. dass man bei verschiedenen Exemplaren verschiedene Formen der Drüsen vorfindet. Immer sind in dem Uterus lange schlauchförmige, vielfach nicht gerade übermässig dicht stehende Drüsen vorhanden, welche bis auf die Muscularis herunterreichen. Daneben können vorkommen kleine kurze Ausstülpungen, wie sie zuerst von Sharpey, dann von Bischoff beschrieben späterhin von anderen Autoren (Ercolani) geläugnet, dann wieder von Neuem bestätigt wurden.

Vor Jahren hat Altmann auf dem hiesigen anatomischen Institut gelegentlich seiner Untersuchungen über Pigmentbildungen an den alten Placentarstellen des Hundes sich mit dem Vorkommen der kleinen Bischoff'schen Drüsen beschäftigt. Er nahm an, dass sie zur Zeit der ersten Brunst auftreten und von da ab erhalten bleiben. Auch Friedländer nimmt einen Zusammenhang mit der Brunst an und Lieberkühn demonstrirte die kleinen Drüsen vor Kurzem ebenfalls von dem Uterus einer brünstigen Hündin.

Turner leugnet das Vorkommen der Krypten an sich nicht, nimmt aber an, dass dasjenige, was die Autoren hierfür gehalten haben, nur gewundene obere Theile der langen Drüsen seien und zu der gleichen Meinung kommt Kondratowitsch. Das Vorkommen der Gebilde an sich ist also zweifellos, doch ihr Verhalten in dem Uterus der verschiedenen Thiere so wechselnd, dass ein sicheres Urtheil nicht ganz einfach zu gewinnen ist.

Zunächst hat Altmann nicht Recht, dass die Krypten nach der ersten Brunst erhalten bleiben. Es liegen mir Praeparate von einer Hündin vor, welche ein Vierteljahr nach dem Werfen getödtet wurde. Die Placentarstellen sind hier noch sehr deutlich, aber weder an ihnen noch zwischen denselben ist von den Bischoff'schen Krypten irgend etwas zu sehen (Fig. 7).

Bei einer zweiten Hündin dagegen, welche ein halbes Jahr nach dem Wurf getödtet wurde, finden sich neben den langen Uterindrüsen, die kurzen in erheblicher Zahl vor. Hier ist es nun möglich, dass die Erscheinung bereits wieder mit einer beginnenden Brunst zusammenhängt.

Ebenso ist es wahrscheinlich, dass die kleinen Drüsen sich nicht plötzlich, sondern ziemlich allmählich entwickeln. Denn ich finde bei einer etwa einjährigen Hündin, welche noch niemals brünstig gewesen war, neben

Digitized by Google

den noch nicht sehr stark entwickelten langen Drüsen wohl eine Anzahl aber doch nur einzelne Krypten vor.

Ganz zweifellos und am stärksten ist die Entwickelung während der Brunst. Wie Fig. 8 zeigt, ist hier die ganze Oberfläche dicht besetzt mit kleinen kurzen Ausbuchtungen, zwischen denen hindurch sich die Ausführungsgänge der langen Drüsen an die Oberfläche schieben. Auch nach der Brunst erhalten sich die kleinen Drüsen sehr wohl, wie mir Praeparate von einer Hündin zeigten, welche nicht begattet war und etwa fünf Wochen nach abgelaufener Brunst untersucht wurde. Bei dieser finden sich beide Drüsenformen nebeneinander vor, in ganz ähnlicher Weise, wie Figur 8 dies zeigt.

Aus der Betrachtung der Fig. 8 und auch der später zu beschreibenden Fig. 9 geht wohl schon hervor, dass Turner und Kondratowitsch darin kaum Recht haben können, dass die oberen kleinen Drüsen Theile der langen sein sollen; schon ein Vergleich der Zahl derselben mit den nach unten folgenden spärlichen Gängen der langen Drüsen schliesst eine solche Möglichkeit aus.

Die Reihenfolge der oben beschriebenen Praeparate würde sich am ungezwungensten so erklären lassen, dass man annimmt, die Krypten bilden sich vor der ersten Brunst, sind nach dem Wurf zeitweilig nicht vorhanden, um sich dann bis zur nächsten Brunst allmählich wieder herauszubilden.

Schwierigkeit für die Beurtheilung macht noch, dass man beim Hund nicht auf längere Zeit vorher bestimmen kann, wann etwa die Thiere brünstig werden. Ich habe, um diesem aus dem Wege zu gehen, versucht, die Frage bei wilden Thieren, welche eine bestimmte Brunstzeit haben, zu erledigen. Vom Fuchs, dessen Brunstzeit bekanntlich etwa in den Februar fällt, konnte ich bis jetzt feststellen, dass im October sich einzelne Sharpey-Bischoff'sche Krypten fanden, wenn auch nicht soviel, wie wohl während der Brunst zu erwarten.

Zur Zeit der Brunst finden sich also in dem Uterus der Hündin einmal die kleinen Drüsen als dichter Saum um das Lumen und weiterhin die langen Schläuche bis unmittelbar an die Muscularis reichend vor. Das gleiche Bild findet man in dem Uterus während der ersten Zeit der Trächtigkeit.

Es erhält sich sogar ziemlich unverändert bis in eine Zeit hinein, in welcher die Eier bereits eine beträchtliche Grösse erreicht haben. Ich gebe in Fig. 9 den Durchschnitt durch Uterus und Keimblase einer Hündin etwa vom neunzehnten Tage der Trächtigkeit. Die Embryonen zeigten einen birnförmigen Schild mit Primitivstreifen und eben beginnendem Kopffortsatz. Die Keimblase war etwas zusammengefallen und lag der einen Seite des Uterus als plattgedrücktes Gebilde an (auch hier ist, wie bei Fig. 5 nur die Ectoblastlage gezeichnet).

Digitized by Google

Die Figur zeigt die beiden Drüsenformen in nahezu gleichem Aussehen wie bei dem Uterus der brünstigen Hündin. Nur ein Unterschied wäre zu erwähnen, es münden die kleinen Drüsen nicht mehr alle nach oben aus, sondern durch Verschluss ihrer Eingangsöffnung ist ein Theil derselben in kleine Epithelblasen verwandelt. Das Epithel des Uterus selbst besteht aus cubischen bis cylindrischen Zellen und ist in allen Theilen des Uterus wohl erhalten.

Fig. 9a zeigt den Durchschnitt durch den Embryo und die Uteruswand bei starker Vergrösserung gezeichnet; die Zeichnung wird hinlänglich Aufschluss über das Verhalten des Epithels gewähren.

Die festere Anlagerung des Embryo an die Uteruswand, die Verschmelzung des Ectoblastes mit derselben findet etwa am 20. Tage der Trächtigkeit statt. Ich habe für den Vorgang eine Reihe von sehr instructiven Praeparaten gewonnen, indem ich einen Uterus mit Embryo in Schnitte zerlegte, bei dem das Amnion des Embryo eben im Schluss begriffen war.

Da in den dem Embryo gegenüberliegenden Theilen des Eisackes der Ectoblast bereits fest mit dem Uterus verbunden war, so enthalten die Schnitte demnach verschmolzene, nicht verschmolzene Stellen und die Uebergänge zwischen beiden nebeneinander.

Ein solcher Durchschnitt ist in Fig. 10 abgebildet. Betrachtet man die Stelle der Uteruswand, welche unmittelbar über dem Amnionnabel des Embryo liegt, so erkennt man, dass die Sharpey-Bischoff'schen Krypten nach der Uterusoberfläche durch eine Bindegewebsschicht verschlossen sind. Dieselben sind demgemäss vor Anlagerung des Ectoblastes in kleine Blindsäcke verwandelt. Daneben finde ich aber noch einzelne nach oben offene Drüsen vor (z. B. Fig. 10 *a* bis *b*). Diese offen gebliebenen Drüsen zeichnen sich durch ihr erweitertes Lumen vor allen anderen aus und sind schon bei schwacher Loupenvergrösserung zu erkennen (vergl. S. 224).

In Fig. 11 ist die Stelle *a* bis *b* der Fig. 10 stärker vergrössert. Die offenen Drüsen sind in ihrer Tiefe von einem hohen cylindrischen Epithel ausgekleidet, welches sehr wohl erhalten ist und allmählich nach oben hin immer niedriger wird. Dicht unterhalb der Ausmündungsstelle der Drüse ist die Epithelschicht so niedrig geworden, dass die Zellen derselben sich in ihrer Form von den unterliegenden Bindegewebszellen nur wenig unterscheiden; und als solche platte Zellenschicht biegt an der Eingangsöffnung der Drüse das Epithel rechtwinklig um, in gleicher Weise auch die Oberfläche überkleidend. Fig. 12 zeigt das Verhalten des Epithels bei starker Vergrösserung. Sie stellt die Ecke *b* der Fig. 11 dar. Nur an dem Zusammenhang mit dem hohen Epithel in der Tiefe der Drüsen lässt sich, abgesehen von der Verfolgung des gesammten Entwickelungsganges,

Digitized by Google

nachweisen, dass die Lage platter Zellen an der Oberfläche des Uterus das ursprüngliche Epithel ist.

Wenn sich an diese platte Zellschicht nun der Ectoblast der serösen Hülle fest anlagert, so ist es begreiflicher Weise oft ausserordentlich schwer, an einzelnen Stellen unmöglich, die beiden Lagen zu unterscheiden. Dass aber doch Epithel und Ectoblast es sind, die fest miteinander sich verbinden, lehrt am besten die Betrachtung der Stelle, an welcher die beiden im Begriff sind zu verschmelzen. Es würde dies bei *c* bis *d* der Fig. 10 sein und ist diese Stelle daher in Fig. 13 stärker vergrössert gezeichnet. Eine besondere Erläuterung braucht derselben wohl nicht beigefügt zu werden.

Während also hier — und in gleicher Weise fast an der ganzen späteren Placentarfläche — Ectoblast und Uterusepithel flächenhaft mit einander vereinigt sind, wären noch als bemerkenswerth solche Stellen hervorzuheben, an denen vor der Anlagerung des Ectoblastes offene Drüsenmündungen vorhanden waren, wie eine bei *a* bis *b* Fig. 10 dargestellt ist.

Diese Drüsenmündungen werden dann von Ectoblast überbrückt und derselbe senkt sich stempelförmig in die Tiefe der Drüse hinein. Von den zwei derartigen Stellen, welche Fig. 10 enthält, ist die eine von *ef* in Fig. 14 abgebildet.

Das von unten her kommende Drüsenepithel wird als solches schlecht oder gar nicht mehr unterscheidbar, da wo von oben her der Ectoblaststempel sich an die Drüsenwand anlagert. Ich vermag aber aus diesem Umstand nicht zu schliessen, dass es zu Grunde gegangen ist, weil ich hierfür keinen anderen Anhaltspunkt habe, sondern nur, dass es den umgebenden Zellen so ähnlich geworden ist, dass es sich nicht mehr gegen dieselben absetzt.

Bei *a* und *a'* liegen die Grenzen des Ectoblaststempels und bei *a* erkennt man auf einer kleinen Strecke noch deutlich neben einander Ectoblast und Epithel.

Wie innig sich beide Lagen mit einander vereinigen können, lehrt auch Fig. 15, der Stelle *g* von Fig. 10 entsprechend. Am linken Rand der Figur kann man sie noch gut unterscheiden, am rechten nicht mehr und in der Tiefe der kleinen Ectoblastaussackung hängen die Zellen durch Ausläufer unter einander zusammen.

Endlich bemerke ich noch, dass man wieder an einzelnen Stellen sehr scharf den einwachsenden Ectoblast von der Uteruswand unterscheiden kann. Es sind eben in dieser Beziehung nicht alle Stellen gleich.

Von einem Theil der auf den in Fig. 10 abgebildeten erweiterten Drüsenräumen, wie solche sich z. B. bei *h* oder *h'* finden, konnte ich durch Vergleichung der anderen Schnitte der Serie nachweisen, dass sie sich ebenso wie die Stelle *ef* verhalten.

Digitized by Google

Dasselbe für alle festzustellen, hat mir bis jetzt nicht recht gelingen wollen, ein Umstand, der bei der Complicirtheit der Bilder am Ende begreiflich ist.

Wenn ich also das, was die bisher beschriebenen Praeparate für die erste Bildung der Hundeplacenta lehren, kurz zusammenfassen will, so werde ich sagen müssen: Von den in dem Uterus der brünstigen Hündin vorhandenen zwei Drüsenformen, wird vor und bei der Anlagerung des Eies an die Uterinwand die eine — die Sharpey-Bischoff'sche — nach oben hin verschlossen (ob alle, ist möglich, aber nicht mit Sicherheit nachzuweisen) also in kleine geschlossene Epithelblasen verwandelt.

Die langen schlauchförmigen Drüsen werden in ihren oberen und mittleren Partien stark erweitert, in ihren unteren nur mehr gewunden angetroffen. Sie sind nach oben offen, jedenfalls ein grösserer Theil, ob alle, ist auch hier nicht sicher nachweisbar.

Da wo die nach oben verschlossenen Krypten sich finden, lagert sich der Ectoblast Fläche an Fläche an das Uterusepithel an, die alsbald entstehenden Ectoblastzotten formen sich also neue Wege. Da wo offene Drüsen vorhanden waren, senkt sich der Ectoblast stempelförmig in deren Mündung ein.[1]

Ich werde in der weiteren Fortsetzung dieser Abhandlung noch des Genaueren auf die Beziehungen meiner oben niedergelegten Beobachtungen zu dem, was die älteren Autoren über die Anlage der Placenta des Hundes festgestellt haben, eingehen und möchte einstweilen der letzterschienenen Mittheilungen von Fleischmann gedenken.[2]

Dieser hat ebenfalls die Bildung der Placenta bei den Raubthieren verfolgt und nimmt auf Grund von Untersuchungen des Fuchses an, dass es bei diesem Thiere zu einer Zerstörung des Uterusepithels kommt, bevor noch die seröse Hülle mit der Uteruswand verwächst. Das was ich für den Hund beschrieben habe, stimmt wie ersichtlich, mit dieser Angabe von Fleischmann nicht überein. Die Wahrscheinlichkeit, dass bei verhältnissmässig so nahestehenden Thieren solch' erhebliche Unter-

[1] Ich möchte hier noch eine Beobachtung über das Verhalten der Mitosen anfügen. Die kleinen dunklen Flecke in der Epithellage der offenen langen Drüsen und den geschlossenen Krypten sollen Kerntheilungsfiguren darstellen. Ein Blick auf die Figur lehrt, dass dieselben sich nur in einer ganz bestimmten Zone finden. Bei den geschlossenen Krypten liegen sie nur im unteren Abschnitt, bei der langen Drüse in dem unteren Stück des ausgeweiteten Theiles. Es müssen also hier nicht unerhebliche Verschiebungen vorkommen, da man trotz Anhäufungen von Kernen in den oberen Theilen der Krypten hier keine Mitosen findet, ein Umstand, der mit Rücksicht auf das oben vom Kaninchen Mitgetheilte nicht ohne Interesse ist.

[2] *Erlanger Sitzungsberichte*. 8. Nov. 86.

Digitized by Google

schiede vorkommen, ist immerhin nicht gross, wenn schon auch Turner auf Unterschiede zwischen Hund und Fuchs aufmerksam gemacht hat. Dagegen wäre es ja möglich, dass die Erkennung einer immerhin dünnen Epithelschicht bei den genannten Thieren mehr Schwierigkeit macht, als beim Hund.

Vergleicht man die eben gegebene Darstellung von den Vorgängen der Anlagerung des Eies an den Uterus beim Hund mit dem oben vom Kaninchen und Maulwurf Beschriebenen, so ergiebt sich auch hier eine Uebereinstimmung in dem Punkte, dass der Ectoblast des Embryo sich an das Epithel des Uterus grösstentheils Fläche an Fläche anlegt. Nur würde hier der Unterschied sein, dass es neben diesem auch zu einem Einwachsen des Ectoblastes in Drüsenöffnungen, oder zu einem Verschluss solcher durch die embryonalen Zellen kommt. Der letztere Umstand ist hier deshalb viel auffälliger, als der entsprechende beim Maulwurf, weil die Drüsen hier ein ganz anderes Lumen besitzen, als die bei Talpa.

Das Bild im Einzelnen nimmt sich dann allerdings wieder anders aus. Während beim Kaninchen die Epithelzellen allein, beim Maulwurf vorwiegend die Bindegewebszellen den Verschluss bewirken, findet man beim Hund eine Mischform zwischen beiden Vorgängen, es kommt zu einer Wucherung sowohl des Epithels als des Bindegewebes, indem einmal die Epithelien in den Bischoff'schen Drüsen sich in dickere Lagen umwandeln und andererseits das Bindegewebe zwischen den Drüsen in die Höhe wuchert, um diese, wenn sie verschlossen sind, noch einmal wieder mit einem Polster zu überkleiden.

Von anderen Thierformen möchte ich noch kurz das Verhalten des Uterus beim Schaf erwähnen.[1]

Es sind die Verhältnisse beim Schaaf deshalb für die Beurtheilung günstig, weil hier in den Karunkeln, wie bekannt, die Stellen vorgebildet sind, an denen die Verbindung zwischen Eisack und Uteruswand sich anlegt. Diese Karunkeln sind nun an ihrer Oberfläche drüsenfrei, so dass in diesem Bezirk ein Einwachsen in Uterindrüsen von selbst ausgeschlossen ist.

Von den neueren Autoren, welche die gleichen Vorgänge bei anderen Thieren untersucht haben, nimmt Frommel in seiner Abhandlung über die Placenta der Fledermaus ein Zugrundegehen des Uterusepithels während

[1] Hr. College Bonnet war so liebenswürdig, mich durch Uebersendung von einigen schönen Praeparaten seiner Sammlung zu unterstützen, wofür ich hiermit demselben meinen besten Dank abstatte.

Digitized by Google

der Anlagerung des Eisackes an (S. 35). Jedenfalls zeigen die schönen Figuren (Fig. 10, Fig. 12), dass es während der Anlagerung, wenn auch stark verdünnt, noch nachweisbar ist, also bis zu diesem Zeitpunkt der Entwickelung mit dem, was ich oben vom Hund beschrieben habe, in dieser Beziehung übereinstimmt.

Die Unterschiede im Verhalten der Uterindrüsen sind ja auch bei den oben beschriebenen Formen nicht unerheblich; bei dem Untersuchungsobject Frommel's ist es so eigenthümlicher Art, dass das Bild mit keinem der von mir untersuchten Thiere eine Uebereinstimmung zeigt.

Marburg, October 1888.

(Fortsetzung folgt.)

Anmerkung. Ueber den Uterus der Dächsin und der brünstigen Füchsin habe ich in diesem Monat neue Beobachtungen machen können, deren Ergebnisse ich im Begriff bin auszuarbeiten.

Marburg, Februar 1889.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XIV.)

Gemeinsame Bezeichnungen für alle Figuren:

M. M. = Mesometrium.
D. W. = Deciduawulst.
U. Ep. = Uterus-Epithel.
U'. Ep'. = Wucherung desselben.
P. A. = Placentaranlage.
U. D. = Uterindrüsen.
B. = Geschlossene Bischoff'sche Krypte.
Ect. = Ectoblast.

Figg. 1—4. Durchschnitte durch Uterus und Embryo des Kaninchens.

Fig. 1. Durchschnitt durch Embryo und Keimblase, Embryo 8 Tage 20 Stunden alt. Schnitt dicht hinter dem Embryonalkörper. Die Keimhäute sind in dieser und allen folgenden Figuren gleichmässig wie folgt gezeichnet:

Ectoblast gelb,
Mesoblast roth,
Entoblast grün,
das Uterusepithel ist grau,
die eigenthümlichen Gefässräume der Decidua braun.

Fig. 2. Durchschnitt durch einen Embryo von 5—6 Urwirbeln mit zwei Lagen im Ectodermawulst. Der Ectodermawulst war an dieser Stelle nicht mit der Uteruswand verschmolzen, die kleinen schwarzen Flecke in der Mitte des Wulstes sind Mitosen.

Fig. 3. Schnitt aus derselben Serie hinter dem Embryonalkörper durch die Keimhäute und die Oberfläche des Uterus, welcher zeigt, wie die scheinbar zum Ectodermawulst gehörige obere Lage vom Uterusepithel ihren Ursprung nimmt.

Fig. 4. Ein Stück eines Schnittes dicht neben dem von Fig. 3, der Stelle *b* bis *c* etwa entsprechend, bei starker Vergrösserung gezeichnet. Bei *a* und *a'* die Protoplasmabrücken zwischen dem gewucherten Uterusepithel und dem Ectoblast.

Figg. 5 und 6. Durchschnitte vom Maulwurf.

Fig. 5. Durchschnitt durch einen Knoten mit etwas geschrumpfter Keimblase, die Anlagerung der letzteren an den von der Mutter gelieferten Theil der Placentaranlage zeigend. Von der Keimblase ist nur die Embryonalanlage und die Ectoblastlage gezeichnet.

Fig. 6. Die Stelle *a* bis *b* bei stärkerer Vergrösserung.

Digitized by Google

Figg. 7—15. Praeparate vom Hund. (Die Figg. 1. 5. 7. 8. 9. 10 sind alle bei gleicher Vergrösserung gezeichnet.)

Fig. 7. Querschnitt vom Uterus einer Hündin etwa drei Monate nach dem Wurf, zwischen zwei Placentarstellen. Nur lange Uterindrüsen.

Fig. 8. Durchschnitt vom Uterus der brünstigen Hündin; kleine Sharpey-Bischoff'sche Krypten um das Lumen herum, daneben, bis an die Muscularis reichend, die langen Drüsen.

Fig. 9. Derselbe von einem Uterusschnitt nebst Keimblase (zusammengefallen und nur Ectoblast gezeichnet) vom 19. Tage der Trächtigkeit.

Fig. 9a. Durchschnitt durch den Embryo und den anliegenden Theil der Uteruswand desselben Schnittes bei starker Vergrösserung. Cylindrisches Uterusepithel.

Fig. 10. Schnitt durch Uterus und Embryo vom 20. Tage. Amnion im Schluss begriffen, der Ectoblast nur in dem unteren Theile des Eies mit dem Uterus fest verbunden.

Fig. 11. Die Stelle *a* bis *b* stärker vergrössert, eine der wenigen noch offenen Uterindrüsen. Epithel derselben in der Tiefe hoch, wird an der Mündung niedrig. Die kleinen schwarzen Flecken sind Mitosen.

Fig. 12 zeigt den rechten Rand der Drüse bei *a* stark vergrössert.

Fig. 13. Stelle *c* und *d* der Fig. 10 stark vergrössert. Anlagerung des Ectoblast an das verdünnte Uterusepithel. *B*. geschlossene Krypte.

Fig. 14. Stelle *e* und *f* der Fig. 10. Einwachsen des Ectoblastes in eine offene Uterindrüse.

Fig. 15. Stelle *g* der Fig. 10. Flächenhafte Verbindung des Ectoblastes, der bereits eine kurze Einstülpung zeigt, mit der Uteruswand an einer Stelle, an welcher die Drüsen geschlossen sind.

Digitized by Google

Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen.

Von

Prof. Dr. H. Strahl und Dr. F. Carius
in Marburg.

(Hierzu Taf. XV.)

In dem Folgenden sollen einige von den Vorgängen beschrieben werden, welche bei der Bildung der Leibeshöhle und der Anlage der Leibeswand von Säugethierembryonen sich abspielen; die Ergebnisse der Untersuchungen sollen dann mit den entsprechenden Vorgängen der Sauropsiden verglichen werden.

Wir hatten zwar vorwiegend die Absicht, die Herzbildung und den Schluss der Leibeshöhle in der Herzgegend bei Cavia einer genaueren Untersuchung zu unterwerfen. Denn da frühere Beobachtungen bei den Embryonen des Kaninchens gelehrt hatten, dass der Schluss der Leibeswand an genannter Stelle in seinen Eigenthümlichkeiten in directem Zusammenhang mit der Bildung des Proamnion steht, so war zu erwarten, dass sich Besonderheiten bei denjenigen Säugern finden würden, welche ein Proamnion nicht besitzen.

Es ist aber für das Verständniss der Objecte nöthig, die erste Anlage und den späteren Schluss der Leibeshöhle auch an anderen Körperstellen sowie bei anderen Thierformen zum Vergleich heranzuziehen.

Was die Bildung der Körperhöhlen anlangt, so ist es bekannt, dass His seit einer Reihe von Jahren für eine Selbständigkeit der Parietal(Pericardial-)höhle gegenüber der Rumpf(Pleuro-Peritoneal-)höhle eingetreten ist.

Der wesentlichste Unterschied zwischen den beiden Hohlräumen besteht nach ihm darin, dass der eine — die Parietalhöhle — Wände lediglich aus animaler Musculatur besitzt, während der andere — die Rumpf-

Digitized by Google

höhle — von je einer Muskelwand von animaler und vegetativer Musculatur begrenzt wird (7 *c* S. 132). Und später stellt er als Gegensätze von Parietal- und Rumpfhöhle auf:

1. Der mediale Theil der beiden Parietalplatten entwickelt sich aus einem ungetheilten Wurzelstück. Die Seitenplatten, welche die Rumpfhöhle begrenzen, schliessen sich zwar mit ihren medialen Rändern aneinander, entbehren aber des gemeinsamen Wurzelstückes.
2. Die beiden Parietalplatten gehen lateralwärts ineinander über, während die Seitenplatten des Rumpfes klaffen" (7 *d* S. 307).

Diese Unterschiede hat er zuerst nach Untersuchung von Hühnerembryonen aufgestellt. Er hat dieselben aber auch weiterhin bei seinen Untersuchungen über Kaninchen und menschliche Embryonen bestätigt gefunden.

Nun sind aber die menschlichen Embryonen, die His für seine Untersuchung benutzen konnte, immerhin schon etwas vorgeschritten in der Entwickelung; ebenso lehren Kaninchenembryonen von etwa neun Urwirbeln schon nichts mehr über die früheste Anlage der Körperhöhlen und Uskow (12), der nach His den gleichen Gegenstand einer gründlichen, vergleichend-embryologischen Betrachtung unterzog, hat zwar noch jüngere Säugerembryonen auf die Anlage der Leibeshöhlen untersucht, jedoch den ersten Spaltungsvorgang im mittleren Keimblatt nicht beschrieben.

Ebenso fehlen bei Cadiat (3), der vorwiegend Hühnerembryonen untersuchte, ausreichende Angaben, Kölliker (9 *b*) giebt in seinem Lehrbuche nur einzelne Daten und Bonnet (2), der die Bildung des Coeloms bei seinen umfangreichen Untersuchungen über die Entwickelung des Schafes ebenfalls berücksichtigte, hat bis jetzt nur die Bildung des extraembryonalen Coeloms beschrieben (vgl. Nachtrag). Auch Ravn (10 *b*) hat vorwiegend ältere Embryonen für seine Untersuchungen benützt. Der jüngste der von ihm beschriebenen Kaninchenembryonen besass bereits einen geschlossenen Vorderdarm, während wir bei unseren Untersuchungen auf frühere Stadien zurückgingen.

Von den Arbeiten der neuesten Zeit enthält die soeben erschienene von Fleischmann (5) über die Entwickelung der Katze auch eine Reihe Beobachtungen über die Coelombildung. Fleischmann hat sich aus anderen Gründen an His angeschlossen (a. a. O. S. 25). Auch er nennt die beiden Wände der Parietalhöhle nicht Somato- und Splanchnopleura, weil der Hohlraum nicht mehr in dorsalen und ventralen Abschnitt (Urwirbel und Coelomsack) zerfallen soll und nach ihm „eine Differenzirung der beiden Wandschichten der Coelomsäcke zu verschiedener histologischer Function erst durch die Abtrennung der Urwirbel zu erfolgen scheint". Auch bei Türstig (14) finden sich einzelne Angaben und gute Abbildungen über das Verhalten der Parietalhöhle.

Digitized by Google

Wir erwähnten oben bereits, dass die Bildung der Leibeswand in der Herzgegend in engem Zusammenhang mit der Anlage des Amnion an dieser Stelle steht.

Es ist deshalb zweckmässig, zunächst einen kurzen Ueberblick über diesen Vorgang zu geben, soweit derselbe bis jetzt bekannt ist; um so mehr, als wir glauben, dass er wenigstens in seinen wesentlichen Zügen festgestellt ist, während dies anderweitig noch bezweifelt wird, und da wir in einigen Punkten noch vorhandene Lücken ausfüllen und nicht ganz zutreffende Angaben richtig stellen können.

Die letzten Jahre haben bekanntlich eine Reihe von Arbeiten über die Bildung des Amnion gebracht, welche gerade unsere Kenntnisse von dem vorderen Abschnitte des Amnion wesentlich erweitert haben. Bereits im Jahre 1880 hatte van Beneden (1*a*) angegeben, dass das Amnion sich in der Richtung von hinten noch vorn anlegen solle.

Strahl (11*a* und *b*) lieferte dann für Lacerta die erste eingehende Darstellung der Vorgänge, welche bei der Bildung des Kopfamnion ablaufen; Während den älteren Autoren wenigstens bereits bekannt war, dass Besonderheiten im Gebiete des Kopfamnion vorkommen, konnte er zeigen, dass dasselbe in weiter Ausdehnung nur aus Ectoblast und Entoblast besteht und erst später einen Ueberzug von der Hautplatte erhält, während der Entoblast sich zugleich mit der Darmfaserplatte aus der Kopffalte zurückzieht; eine grössere Reihe von Abbildungen — ganze Embryonen, Quer- und Längsschnitte — erläuterte die Art und Weise, wie die Entwickelung der vorderen Falte abläuft.

Es sind eine Reihe von Einzelvorgängen, welche hier neben und nach einander sich abspielen und in ihrer Gesammtheit das eigenthümliche Bild liefern, das man im Flächenbild und auf dem Durchschnitt erhält.

Es senkt sich bei Lacerta das Kopfende zu einer Zeit nach vorn und unten ein, in welcher noch kein Mesoblast vor demselben in der Keimscheibe liegt. Da sich aber gerade dieser Theil der Keimscheibe gleichzeitig über die Rückfläche des Embryo in die Höhe schiebt, kann das Kopfende demnach auch nur einen Ueberzug von Ectoblast und Entoblast besitzen (Figg. 1, 8, 9).

Der Mesoblast (Fig. 2) wächst dann sowohl über dem nach unten abgebogenen Embryo in der Fläche der Keimhäute nach der Medianlinie zu vor (bei 3) als auch von dem Embryonalkörper aus zwischen den Ectoblast und Entoblast ein (*f*); dieser letztere Theil stellt über dem Rücken des Embryonalkörpers eine Mesoblasthülle her, während sich zugleich eine Verbindung der Mesoblasttheile *f* und *g* bei *a* bildet (Fig. 3).

Wenn aber der Vorderdarm und die Leibeswand sich nach unten zu schliessen anfangen, dann tritt (bei *d*) eine seitliche Trennung des Meso-

Digitized by Google

blastes neben dem Embryonalkörper ein (Figg. 3 und 4). Dadurch kommen hier Ectoblast und Entoblast noch einmal unmittelbar nebeneinander zu liegen. Und bei dem nunmehr nach unten erfolgenden Abschluss der Darm- und Leibeshöhle vereinigen sich nur Ectoblast und Entoblast unter dem Embryonalkörper (Fig. 5). Erst später schieben sich allmählich auch die beiden Mesoblastfalten (*f*) wieder unter dem Embryo zusammen und damit ist denn die Bildung des definitiven Amnion auch an dieser Stelle vollendet.

Die Reihe der kleinen Figuren (in schematischer Darstellung, aber nach Praeparaten entworfen) wird den Entwickelungsgang besser erläutern, als es die Beschreibung allein vermag.[1]

C. K. Hoffmann (8*a*) schilderte kurz nachher den gleichen Vorgang und lieferte theilweise unabhängig von Strahl in allen thatsächlichen Mittheilungen eine Bestätigung von dessen Angaben. Auch gab er kurz darauf eine richtige Abbildung (8 *b*) von der Amnionbildung des Kaninchens. Später verglich dann Strahl (11*c*) die entsprechenden Entwickelungszustände vom Kaninchen mit denen von Lacerta und stellte Uebereinstimmungen und Unterschiede zusammen. Gleichzeitig gab Kölliker ebenfalls die richtige Darstellung für den Kaninchenembryo in seinem Grundriss der Entwickelungsgeschichte und etwa in derselben Zeit erschien die Abhandlung von van Beneden und Julin (1 *c*), mit deren ausführlicher Darstellung von der Amnionbildung beim Kaninchen; die Resultate stimmen in den wesentlichen Punkten mit denen von Hoffmann, Kölliker und Strahl überein; es lieferte die Arbeit ausserdem eine Reihe weiterer interessanter Beobachtungen über die Entwickelung des Kaninchens.

Van Beneden und Julin führten den Namen Proamnion für den vorderen Theil des Amnion ein und ist dieser von den späteren Autoren allgemein acceptirt, soll auch von uns weiterhin gebraucht werden.

Seitdem ist von mehreren Autoren das Vorkommen eines Proamnion bei einer Reihe von Säugethieren beschrieben worden; am auffälligsten sind die Verhältnisse beim Opossum, das nach Selenka's (13) Beobachtungen schliesslich ganz von dem Proamnion umhüllt ist. Ein Proamnion fehlt den Nagern mit invertirten Keimblättern und dem Schaf (Bonnet).

Für den Vogelembryo ist das Proamnion von Ravn (10*a*) beim Huhn beschrieben. Sein Object verhält sich in den Hauptpunkten ganz wie der Reptilienembryo, wenigstens stimmen seine Abbildungen genau mit denen von Strahl und C. K. Hoffmann überein. Nur der Bezirk, in dem das Proamnion sich anlegt, ist beim Vogelembryo klein.

---

[1] Wir bemerken zugleich, dass in sämmtlichen Figuren der Ectoblast gelb, Mesoblast roth und Entoblast grün dargellt ist.

Digitized by Google

Fleischmann giebt für den Embryo der Katze an, dass hier vor Bildung des Proamnion bereits der Mesoblast vor dem Kopfende des Embryo geschlossen sei. Auch für das Kaninchen ist dies früher von Kölliker und von Strahl (11*c*) beschrieben. Es ist das Verhalten des Mesoblastes vor dem Kopfende bekanntlich ein eigenthümliches: Kölliker (9*b*) hat schon darauf aufmerksam gemacht, dass beim Säuger der Mesoblast in drei von einander getrennten Abtheilungen nach vorn vom Primitivstreifen sich ausbreitet. Carius (4) hat nun neuerdings diese Beobachtung bestätigt und beschrieben, wie sich der mittlere Theil des Mesoblastes — die Chordaanlage — an den Entoblast fest anschliesst, während die beiden Seitentheile frei über dem Entoblast liegen bleiben.

Diese beiden Seitentheile vereinigen sich nun vor dem Kopfende des Embryonalschildes und da der mittlere an gleicher Stelle zu dieser Zeit mit dem Entoblast bereits verschmolzen ist, so kommt der eigenthümliche freie Mesoblastrand zu Stande, den Carius beschrieben und abgebildet hat.

In diesem Mesoblast bildet sich dann der bereits von Hensen (6) als zum Herzen gehörig beschriebene, von Kölliker (9*a* S. 252) erwähnte, von van Beneden und Julin (1*b*), sowie von Carius (4) abgebildete Hohlraum, den Fleischmann neuerdings als pericephales Coelom bezeichnet hat. (Wir ziehen „pericephale Parietalhöhle“ als Bezeichnung vor, doch ist diese natürlich ein pericephaler Theil des Coeloms.) Und vor dieser pericephalen Parietalhöhle kommt es zu einer Continuitätstrennung in dem Mesoblast, so dass Ectoblast und Entoblast wieder neben einander liegen und an gleicher Stelle senken sich die Falten des Proamnion ein.

Es ist dieser letzte Punkt einer von den wenigen, in denen wir von van Beneden und Julin abweichen.

Wir geben in Figg. 10 bis 12 die Zeichnung von drei medianen Längsschnitten durch das Vorderende von Kaninchenembryonen mit 3 bezw. 5 und 8 Urwirbeln.

Fig. 10 zeigt den Zustand, in welchem bei völlig eröffnetem Chordakanal (*ch.*) die Chorda sich in den Entoblast nach vorn fortsetzt. Vor dem Vorderrande der Medullarplatte erscheint der Durchschnitt der vor dem Kopfende vereinigten Mesoblastflügel als Zellschicht (*mes.*) zwischen Ectoblast und Entoblast.

Fig. 11 lehrt das Auftreten der pericephalen Parietalhöhle (*p. P.*) im freien, proximalen Rande dieses Mesoblaststückes und Fig. 12 die Trennung der Parietalhöhle von dem distalen Mesoblasthof und die erste Bildung des Proamnion, indem bei γ Ectoblast und Entoblast wieder aneinander zu liegen kommen.

Van Beneden und Julin haben in ihren schematischen Figuren (1*b* Pl. XXIV, Figg. 1 bis 3) die pericephale Parietalhöhle (*c. p.*) als von

Digitized by Google

dem vorderen Mesoblaststück (*m. a.*) unabhängigen Abschnitt gezeichnet und dieselbe an den Mesoblast des Embryonalkörpers angeschlossen. Wie aus den oben beschriebenen und abgebildeten Praeparaten hervorgeht, müssen wir von ihrer Schilderung hier abweichen; und ergeben sich die Unterschiede aus einem Vergleich der beiderseitigen Figuren ohne Weiteres.

Nach Fleischmann bleibt der pericephale Hohlraum bei der Katze nur kurze Zeit erhalten und vergeht später; Fleischmann hat sich daher auch nicht über das weitere Schicksal desselben an seinen Praeparaten unterrichten können.

Bei Cavia und Cuniculus geht aber die pericephale Parietalhöhle nicht zu Grunde. Carius hat schon in seiner Darstellung von der Entwickelung der primitiven Rachenhaut eine Reihe von Abbildungen gegeben, welche das Verhalten derselben bei Cavia illustriren. Sie liegt mit ihrem Rande stets distalwärts von der primitiven Rachenhaut und wenn diese bei der Bildung des Kopfdarmes sich nach unten dreht, folgt sie ihr und bleibt als vorderster Abschnitt der Parietalhöhle auch für die ganze fernere Entwickelung erhalten. Sie dreht sich aber bei dem Schluss des Kopfdarmes dann natürlich so, dass sie nicht mehr vor, sondern hinter der primitiven Rachenhaut liegt; den Anfang der Drehung zeigt auch Fig. 12.

An die Annahme, dass sein „pericephales Coelom“ eine „Kopfhöhle“ also einen der Leibeshöhle entsprechenden Hohlraum im Bereiche des Kopfes darstelle, knüpft Fleischmann (a. a. O. S. 21 bis 27) eine Reihe von theoretischen Erörterungen, welche das Vorkommen, das nähere Verhalten und die Gründe des Verschwindens dieses Hohlraumes erläutern sollen. Wir vermögen ihm jedoch in diesen Auseinandersetzungen nicht zu folgen, da wir in dem erwähnten Hohlraum kein vergängliches Gebilde sehen, sondern einen Theil der späteren Pericardialhöhle.

Aus der eben gegeben Darstellung geht auch ferner hervor, dass wir uns dem nicht anschliessen können, was Fleischmann über die Bildung des Proamnion bei der Katze berichtet. Wenn wir Fleischmann recht verstehen, nimmt er an, dass sein pericephales Coelom bei der Bildung der Falten des Proamnion in der Fläche der Keimhäute liegen bleibt und dort schwindet, was beim Kaninchen nicht der Fall ist.

Wir vermögen demgemäss ferner eine directe Beziehung zwischen der Entwickelung des vorderen Chordaendes und dem Proamnion nicht zu finden, wie denn auch unsere Auffassung von der Bildung der Chorda von derjenigen Fleischmann's, der dieselbe als entoblastisches Gebilde ansieht (vergl. die Dissertation von Kann), erheblich abweicht.

Endlich fügen wir in Fig. 12*a* einen Längsschnitt von einem Embryo von Cavia bei, welcher zeigt, wie hier an der Stelle, an welcher beim Kaninchen die Trennung im Mesoblast vor sich geht, eine Lage ungespaltenen

Digitized by Google

Mesoblastes erhalten bleibt. Es ist dies die unten genauer beschriebene äussere Mittelplatte (*a. m.*).

Die Figg. 8 und 9 stellen Längsschnitte von Eidechsenembryonen dar, um einen Vergleich zwischen Reptil und Säuger zu ermöglichen. Sie zeigen, dass bei der Bildung des Proamnion bei Lacerta noch kein Mesoblast nach vorn von dem vorderen Rande der Medullarplatte liegt. Demgemäss tritt auch eine Trennung wie bei Cuniculus nicht auf. (Man vergl. ausserdem die von Strahl (11*b*) abgebildeten Längsschnitte, welche das Eindringen und die Ausbreitung des Mesoblastes in dem Bereich des Proamnion lehren.)

Die in den Figuren 10 bis 12 dargestellte Continuitätstrennung im mittleren Keimblatt setzt sich dann beim Kaninchenembryo seitlich neben dem Kopfende nach hinten fort und reicht soweit, als das Proamnion sich erstreckt, also bis hinter die oberen Extremitäten. Die Abbildungen von Kölliker in dessen Lehrbuch ebenso die von His und Uskow zeigen auch bereits, dass seitlich neben der Herzanlage in gewissen Stadien Ectoblast und Entoblast neben einander liegen.[1] Dieser Vorgang der Trennung im Mesoblast ist von wesentlichem Einfluss bei der Bildung der Parietalhöhle. Die Reihe der Figuren, die unten noch eine genauere Erläuterung finden werden, lehrt dies ebenfalls.

Unsere neueren Untersuchungen liefen nun, wie oben erwähnt, darauf hinaus, festzustellen, wie sich der Schluss der Leibeswand in der Herzgegend bei den Embryonen derjenigen Säuger ausnehmen würde, welche ein Proamnion nicht besitzen. Wir wählten demnach als Untersuchungsobject die Embryonen des Meerschweins.

Wir gehen in der Darstellung aus von der Schilderung der ersten Anlage eines Hohlraumes im Embryonalkörper.

Die Anlage des Coeloms bei Cavia und Cuniculus.

Wir schicken der Darstellung unserer Untersuchungsobjecte eine kurze Auseinandersetzung über die zu wählende Terminologie voraus.

Wir wollen, im Anschluss an die Mehrzahl der neueren Autoren, als Coelom den gesammten Spaltraum in dem Mesoblast bezeichnen, der die spätere Pericardial-, Pleura- und Peritonealhöhle umschliesst und sich nach aussen von dem Embryonalkörper weiter fortsetzt (letzterer Abschnitt ist Kölliker's Blastodermahöhle). Es zerfällt also dies Coelom in einen embryonalen und einen extraembryonalen Theil; beide können sich als gemeinsamer Hohlraum anlegen (Sauropsiden) oder in erster Anlage in

[1] Vgl. Kölliker, *Grundriss*. 2. Aufl. Fig. 108.

Digitized by Google

zwei getrennten Abschnitten erscheinen (Cavia, Cuniculus). Wenn dies der Fall, enthält der eine Abschnitt den extraembryonalen und einen kleinen, am Schwanzende liegenden embryonalen Theil, der andere den vorn im Embryo liegenden grösseren embryonalen.

Das embryonale Coelom zerfällt dann in einen vorderen Theil, die Parietalhöhle für Pericardial- und Pleuraraum und einen hinteren, mit diesem in Communication stehenden, die Peritonealhöhle.

Bei den Säugern mit gesondert entstehendem embryonalen Coelom ist dies im Bereich der Parietalhöhle nach aussen gegen das extraembryonale von vorn herein abgeschlossen, während sich bei den Sauropsiden der Abschluss der Parietalhöhle nach den Seiten secundär herausbildet.

Es ist bekannt, dass sich bei Cavia das Amnion schon in erster Anlage als geschlossener Sack vorfindet.

Demgemäss ist auch bei ganz jungen Embryonen, sobald nur der Mesoblast an dem eigenthümlichen Entoblastcylinder entlang wuchert, ein extraembryonales Coelom vorhanden. Dasselbe umgreift ringförmig zur Zeit des fertigen Primitivstreifens die ganze Area embryonalis.

Das embryonale Coelom entsteht nun von dem extraembryonalen völlig unabhängig. Es beginnt die Spaltung vermuthlich im Bereiche der späteren Herzanlagen, setzt sich von da nach vorn als pericephaler Theil fort, um alsbald mit dem Hohlraum der anderen Seite in Communication zu treten.[1]

Sodann schiebt sich der Hohlraum weiter nach hinten fort.

Bei einem Embryo von etwa zwei bis drei Urwirbeln stehen die beiderseitigen embryonalen Coelomabschnitte vorn vor der Medullarplatte bereits in Zusammenhang, nach hinten reichen die Spalträume etwa bis in den Bereich des letzten Urwirbels.

Nach aussen wird das embryonale Coelom von dem extraembryonalen durch eine Brücke ungespaltenen Mesoblastes getrennt, welche wir als äussere Mittelplatte (*a. m.*) bezeichnen.

Fig. 19 zeigt das Verhalten des extraembryonalen Coeloms vor Anlage des embryonalen und Fig. 20 an einem Querschnitt aus der Herzgegend nach Entwickelung des letzteren die Lage der beiden zu einander und das Verhalten der äusseren Mittelplatte (*a. m.*)

Das embryonale Coelom breitet sich dann weiter gegen das Schwanzende des Embryo hin aus, ehe es aber dieses erreicht, beginnt hier, von

[1] Es wäre sogar möglich, dass die Spaltung des embryonalen Coeloms im Bereiche des pericephalen Theiles beginnt und sich von hier nach hinten fortsetzt. Einige unserer Praeparate deuten darauf hin, doch können wir augenblicklich eine ganz sichere Entscheidung nicht geben.

Digitized by Google

dem extraembryonalen Theil ausgehend, eine Spaltung des mittleren Blattes, die in der Richtung gegen die Medianlinie des Embryo und kopfwärts weiter schreitet. Es treten die beiden Abschnitte dann mit einander in Verbindung und ist damit die Vereinigung zwischen dem embryonalen und extraembryonalen Theil des Coeloms hergestellt.

Wenn der Theil des embryonalen Coeloms, der sich am hinteren Körperende, getrennt von dem vorderen und im Anschluss an den nicht embryonalen anlegt, auch nur sehr klein ist, so ist doch der Entwickelungsvorgang selbst nicht zu verkennen.

Im Bereiche der Parietalhöhle erfährt die äussere Mittelplatte vorläufig keine Trennung; im Gegentheil verbreitert dieselbe sich beim Schluss der Leibeswand an dieser Stelle später noch ziemlich erheblich, wie die Reihenfolge der abgebildeten Figuren lehrt (Fig. 24); während der bleibende seitliche Verschluss der Parietalhöhle gegen das extraembryonale Coelom mit dem, was His für das Kaninchen beschrieben hat, übereinstimmt, ist das Vorhandensein einer äusseren Mittelplatte an dieser Stelle eine Besonderheit des Meerschweinembryo.

In dem mittleren und hinteren Abschnitt des Embryonalkörpers kommt es dann aber secundär noch zu einer directen, auf dem Querschnitt nachweisbaren Verbindung zwischen den beiden Coelomtheilen, indem hier die äussere Mittelplatte früh in Haut- und Darmfaserplatte zerfällt.

Auch beim Kaninchen findet man Hinweise auf den gleichen Vorgang; wir sehen bei einem Embryo von etwa fünf Urwirbeln eine grosse Parietalhöhle, die sich bis hinter die letzten Urwirbel erstreckt. Ebenso ist ein grosser Coelomspalt an dem hinteren Embryonalende vorhanden, der sich weit in das Blastoderm fortsetzt. Nach vorn schiebt er sich ebenfalls eine Strecke weit fort, hängt aber mit der Parietalhöhle, wenn überhaupt, dann nur durch einige kleine, sehr schmale Lücken zusammen.

Bei einem Embryo von drei Urwirbeln ist das Verhältniss ebenso; bei einem anderen mit Anlage des ersten Urwirbelpaares war die Parietalhöhle als Spalte angedeutet und ebenso erkannte man die erste Bildung des extraembryonalen Coeloms bereits an der Anordnung der Zellen; beide Theile sind aber durch eine breite Zone getrennt, in der von einem Spalt nichts nachweisbar ist.

Wir glauben deshalb, dass der Vorgang hier der gleiche wie beim Meerschweinchen ist.

Ob in den getrennt angelegten Theilen des embryonalen Coeloms bestimmte Abtheilungen der späteren definitiven Hohlräume gegeben sind, wird sich namentlich mit Rücksicht auf die jetzt kaum festzustellenden Grenzen zwischen Pleura- und Peritonealhöhle schwer sagen lassen.

Digitized by Google

Jedenfalls sind wir mit His und Fleischmann darin einverstanden, dass man die Wände der Parietalhöhle zweckmässig nicht mit denen der nach hinten belegenen Peritonealhöhle identificirt, sondern ihrer Besonderheit diesen gegenüber auch durch die Nomenclatur Ansdruck giebt; wir wollen dieselbe daher mit His als dorsale und ventrale Parietalplatte von einander trennen.

Die Anlage des Herzens und die Bildung der Leibeswand in der Herzgegend.

Ein Reihe Abbildungen (Figg. 19—25) von Querschnitten durch Embryonen von Cavia giebt Aufschluss über den Vorgang der Herz- und Leibeswandbildung.

Die Praeparate rühren von Embryonen mit noch nicht kenntlichen Herzanlagen bis zu solchen mit fertigem Herzschlauch und ganz geschlossener Leibeshöhle her; die Abbildungen sind von Schnitten annähernd durch die Mitte der Herzanlage hergestellt.

Die Figur 19 zeigt einen Durchschnitt durch das Vorderende eines Embryo, der noch keine deutlichen Herzanlagen und auch keine Parietalhöhlen besass.

Die Parietalhöhle *p* ist in Fig. 20 vorhanden und seitlich durch die äussere Mittelplatte *a. m.* von dem extraembryonalen Coelom *ex. c.* geschieden. Die Herzanlagen sind noch klein, nicht gebogen, in der Figur durch Zeichnung des Endothels angegeben.

Fig. 21 zeigt den beginnenden Schluss des Vorderdarmes, der in Fig. 22 vollendet ist.

Die als starke Falte kenntlichen Herzanlagen *hz* verhalten sich aber hier anders zu der Wand des Vorderdarmes als beim Kaninchen. Während für letzteres von den Autoren ein Zustand beschrieben (und auch von uns unten abgebildet) ist, in welchem die noch weit getrennten Herzanlagen der unteren Wand des sehr breiten Vorderdarmes anliegen (vgl. Fig. 15), findet man beim Meerschwein einen viel schmaleren Kopfdarm und es liegen diesem auch die beiden Herzhälften nicht von unten her an. In Fig. 22*a* ist die Vereinigung der beiden Herzhälften dargestellt.

Auch in dem weiteren Abschluss der Parietalhöhle auf der Ventralseite, der mit der Vereinigung der beiden Seitenhälften zusammenfällt, zeigt der Embryo von Cavia Eigenthümlichkeiten. Der Verschluss nach unten wird nämlich von einer dicken Mesoblastlage hergestellt, die sich jederseits an den medialen Rand der äusseren Mittelplatte anschliesst (Fig. 23 zwischen *a. m.* — *a. m.*).

Digitized by Google

Diese Platte wird nun vor der Ausbildung der bleibenden Formen noch zweimal von ihrem lateralen Rande gegen die Medianlinie hin gespalten: zuerst, indem von der Stelle *α* in der Richtung des Pfeils der Ectoblast sich zur Fertigstellung der Leibeswand nach innen vorschiebt (Fig. 23). In Fig. 24 ist dieser Vorgang nahezu vollendet. (Der Ectoblast verhält sich beim Kaninchen ähnlich, wie dies früher (11*d*) von Strahl beschrieben und wie es aus den Figuren ersichtlich ist.) Und zweitens, indem von *β* aus in gleicher Richtung die Höhle des extraembryonalen Coeloms vordringt und die (jetzt stark verbreiterte) äussere Mittelplatte in Haut- und Damfaserplatte zerlegt. Diese Trennung ist in Fig. 25 vollendet und hat zur Ablösung des Amnion von der Membran *d. s.* geführt, welche der Dottersackswand der Thiere mit nicht invertirten Blättern entspricht.

Auch beim Kaninchen ist die Parietalhöhle, wie bekannt, von erster Anlage an seitlich abgeschlossen.

Es geht ihre Wand in früher Zeit lateralwärts (vgl. Fig. 13) in eine Lage ungespaltenen Mesoblastes über.

Es stimmen unsere Beobachtungen, was die ursprüngliche Fortsetzung der lateralen Wand der Parietalhöhle in den seitlichen Mesoblast anlangt, mit denen von Kölliker und Uskow überein, welche eine solche ebenfalls annehmen; His dagegen ist geneigt, diese in Abrede zu stellen, wenn auch nur bedingungsweise, da er sogleich zufügt, dass möglicherweise das Gefässblatt sich aussen anschliessen könne. An der Stelle nun, wo die Parietalhöhlenwand an den seitlichen Mesoblast anstösst, kommt es zu der oben erwähnten Durchtrennung des Mesoblastes. Diese Trennung kann früher oder später auftreten (bei *γ* in Figg. 14—17). Hier bilden sich die Falten des Proamnion aus Ectoblast und Entoblast, und schon Fig. 17 zeigt die ausserordentliche Verbreiterung der Stelle *γ* und ihre Erhebung zur Proamnion-Falte.

Wenn wir im übrigen kurz die Unterschiede in der Herzbildung zwischen Meerschweinchen und Kaninchen zusammenstellen, so wäre das:

1. Die frühe seitliche Trennung im Mesoblast neben der Parietalhöhle beim Kaninchen, das lange Persistiren der äusseren Mittelplatte beim Meerschweinchen.

2. Das Anlagern der noch getrennten Herzanlagen an die untere Wand des geschlossenen Vorderdarms beim Kaninchen, das bei Cavia nicht vorkommt.

Es beruht diese Verschiedenheit darauf, dass bei beiden Formen aus dem Mittelstück der ventralen Parietalplatte sich der Herzschlauch anlegt und dass beim Kaninchen der retrocardiale Theil (His) sehr kurz, der praecardiale sehr lang ist, während bei Cavia das umgekehrte der Fall ist.

Digitized by Google

3. Beim Kaninchen geht der nach aussen (resp. später nach unten) liegende Mesodermtheil der ventralen Parietalplatte unmittelbar in die Leibeswand über und ist dünn, während er beim Meerschweinchen mehrschichtig ist und noch gespalten werden muss, ehe er seine bleibende Form erhält.

Trennung der Pericardial- und der Pleuro-Peritonealhöhle. Schluss der Leibeswand im hinteren Körperabschnitt.

Die ursprünglich getrennt angelegten, dann vereinigten Theile der Körperhöhlen erfahren nunmehr eine neue, zunächst nur theilweise Trennung durch eine Brücke, welche die ventrale und dorsale Parietalplatte vereinigt und eine Scheidung der Pericardial- von der Pleuro-Peritonealhöhle herbeiführt. Diese die beiden Räume trennende Brücke — das Septum transversum von His und das Mesocardium laterale von Kölliker — legt sich beim Kaninchen früh, bei Cavia erst später an. (Uskow nimmt an, dass das Septum transversum von His und das Mesocardium laterale von Kölliker zwei verschiedene Objecte seien, während His dieselben gleichstellt.) Vgl. Nachtrag.

Es ist nicht ganz einfach zu sagen, ob in dem Mesocardium laterale Kölliker's eine ursprüngliche Bildung oder eine secundäre Vereinigung früher getrennter Schichten vorliegt, da an verschiedenen Stellen kleine Verbindungsstränge zwischen dorsaler und ventraler Parietalplatte vorkommen.[1] Wir glauben aber, uns für die Annahme einer secundären Anlage auch für Cavia entscheiden zu müssen. Denn die Parietalhöhle erstreckt sich z. B. bereits in erster Anlage bis wenigstens hinter den fünften Urwirbel (später wohl noch weiter), ohne ein Mesocardium laterale erkennen zu lassen und wenn man später zuerst ein sicheres Mesocardium findet, so liegt dies im Bereiche

[1] Man findet bei sonst gleichaltrigen Embryonen oft an ganz verschiedenen Stellen Communicationsbrücken variabelster Ausdehnung — oft auch zwei neben einander — zwischen oberer und unterer Parietalplatte, auch zwischen den Wänden der Peritonealhöhle. Es wäre doch immerhin möglich, dass hier während des Lebens sich die Zellen zeitweilig an einander legen und wieder von einander entfernen könnten. Solche Bewegungen kommen gewiss mehr vor, als man heute anzunehmen geneigt ist. — Es stimmt zu dieser Annahme auch eine — wie so manche andere, leider unveröffentlicht gebliebene — Beobachtung von Lieberkühn. Dieser sah bei lebenden Embryonen von Gasterosteus aculeatus, wie sich das Centralnervenrohr öffnete und wieder schloss, ebenso das Auswandern von Zellen aus der secundären Augenblase in den Glaskörperraum und das Zurückgehen derselben, ebenso ein Auswandern von Zellen aus der Linsenanlage, kurz, die lebhaftesten Verschiebungen innerhalb der Zellschichten des Embryo. Es liegen als Belege namentlich für das Verhalten der Zellen im Augenbecher noch die von Wagener nach dem lebenden Object gezeichneten Figuren mir vor.
Strahl.


Digitized by Google

der ersten Urwirbel. Da wir nun kein Anzeichen einer Verschiebung der Theile gegeneinander haben, die diesen Umstand erklären würde, so müssen wir wohl annehmen, dass die Vereinigung secundär sei. Wir würden uns demnach in dieser Beziehung an Cadiat und Ravn anschliessen. Um so mehr, als ein secundäres Auftreten des Mesocardium laterale bei Lacerta sich mit viel grösserer Sicherheit nachweisen lässt. Es kommen übrigens in der Configuration und Lage des Mesocardium laterale selbst bei so nahe stehenden Thieren wie Kaninchen und Meerschweinchen noch kleine Unterschiede vor.

Es liegt aber ausser Bereich unserer Aufgabe, für diesmal eine Uebersicht über die weitere Entwickelung der beschriebenen Theile zu geben; wir fügen nur noch eine kurze Uebersicht über den Schluss der Bauchwand bei.

Der Schluss der Leibeswand in dem Bereiche der späteren Bauchhöhle geht bei den Säugern nicht in allen Theilen gleichmässig vor sich.

Man muss zwei Abschnitte trennen:

a) Am hinteren Körperende schliesst sich zuerst die Darmrinne zum Darmrohr, dann in gleicher Weise, wie dies für den Vogelembryo beschrieben wird, unter dem Darmrohr die Leibeshöhle.

b) In einem Abschnitt, der vielleicht annähernd der Nabelgegend entspricht, legt sich die seitliche Leibeswand noch vor Schluss der Darmrinne an deren Seitenwand an; es kommt also demgemäss hier erst zum Schluss der Leibeshöhle und dann zu dem der Darmrinne. Es bildet sonach diese Gegend gewissermaassen von dem vorderen Abschnitt, in dem, wie in der Herzgegend, die Leibeswand überhaupt niemals seitlich offen ist, sondern geschlossen den Darm umwächst, einen Uebergangstheil, in welchem die Leibeshöhle zwar seitlich offen war, sich aber doch noch schliesst, ehe sie die Darmrinne umwächst, zu dem letzten Stück, in dem die Leibeshöhle seitlich offen ist, aber erst die Darmrinne und nach dieser und unter ihr sich die Leibeswand abschliesst.

Die Abschnitte gehen ohne scharfe Grenze und allmählich ineinander über, ihre Gebiete werden sich also nur im allgemeinen gegeneinander abgrenzen lassen.

Die Körperhöhlen der Sauropsiden.

Ein Vergleich der oben beschriebenen Beobachtungen mit den entsprechenden Entwickelungsvorgängen bei Reptilien und Vogelembryonen ist um so mehr wünschenswerth, als z. B. über die Entwickelung des Coeloms bei Reptilien so gut wie nichts bekannt ist.

Wir können über die wesentlichsten Punkte berichten. Es beginnt bei den Embryonen von Lacerta agilis die Bildung einer Spalte in dem mitt-

Digitized by Google

leren Keimblatt am vorderen Embryonalende bei Embryonen mit 2—4 Urwirbeln etwa in der Weise, wie dies in Fig. 1 dargestellt ist.

Die Spaltung schreitet von hier zunächst nach hinten fort, indem kleine Hohlräume in dem Gefässhof neben dem Embryonalkörper die Vorbereitung für die Entstehung eines grossen gemeinsamen Hohlraumes übernehmen.

So bildet sich ein Coelom, das den Hohlraum für Pericardial-, Pleura- und Peritonealhöhle und einen grossen extraembryonalen Abschnitt umfasst.

Während dieser gemeinsame Hohlraum in dem hinteren Embryonalabschnitt bis nach Schluss des Darmrohrs erhalten bleibt, trennt er sich vorn rasch wieder in einen embryonalen und extraembryonalen Abschnitt (Fig. 4).

Der embryonale Raum bleibt als einfache Höhle noch lange erhalten. Ein dem Mesocardium laterale entsprechendes Gebilde tritt hier secundär und sehr spät auf.

Bei Embryonen mit schlauchförmigem Herzen, bei welchen die ersten Anlagen der Körpervenen bereits deutlich sind, fehlt für diese noch eine Brücke nach dem Herzen herüber.

Den Abschluss der Leibeshöhle in der Mitte der Herzgegend lehren die Figuren, welche von Strahl in diesem Archiv (11*b*) abgebildet sind.

Auch für den Vogelembryo müssen wir uns auf Grund eigener Beobachtungen an Entenembryonen denjenigen Autoren anschliessen, welche einen ursprünglich gemeinsamen Hohlraum für Pericardial-, Pleura- und Peritonealhöhle annehmen.

Das Mesocardium laterale, das eine zunächst unvollkommene Trennung zwischen Pericardialhöhle und Pleuro-Peritonealhöhle herstellt, entsteht durch eine secundäre Vereinigung der entsprechenden Theile.

Die Figg. 6 und 7 zeigen den Vorgang der Bildung der Leibeswand in der Mitte des Herzschlauches. Es biegt sich das Hornblatt mit dem anliegenden mittleren Keimblatt (Fig. 7) in einer Falte in gleicher Weise nach unten, wie dies an dem hinteren Embryonalabschnitt in bekannter Weise vor sich geht.

Der wesentlichste Unterschied in der Bildung der Pericardialhöhle zwischen Sauropsiden und Säugern würde demnach darin bestehen, dass bei ersteren die Pericardialhöhle ursprünglich nach den Seiten in einen grösseren Hohlraum übergeht (der später in das extraembryonale Coelom mit aufgenommen wird) und von diesem durch die Anlage einer besonderen seitlichen Leibeswand getrennt werden muss, während bei den Säugern die Parietalhöhle einen von Anfang an seitlich geschlossenen Raum darstellt.

Digitized by Google

1. Sowohl bei dem Embryo der Säuger als der Sauropsiden bilden alle die verschiedenen Theile der Leibeshöhle und das extraembryonale Coelom zeitweilig einen gemeinsamen Hohlraum.

Bei den Sauropsiden ist dieser Hohlraum eine ursprüngliche Anlage, während er bei Säugern (Cavia, Cuniculus) aus zwei getrennten Abschnitten durch secundäre Vereinigung entsteht.

2. Der vordere Hohlraum bei den Säugern (Parietalhöhle) enthält nicht nur die spätere Pericardialhöhle, sondern auch noch mindestens den oberen Theil der Pleurahöhle.

3. Bei den verschiedenen Säugern kommen erhebliche Unterschiede in der Art und Weise der Herzbildung und der Anlage der Leibeswand in der Herzgegend vor. Letztere stehen in Beziehung zur Anlage des Amnion.

4. Die Unterschiede in der Herzbildung zwischen Cavia und Cuniculus beruhen auf der verschiedenen Länge und Stärke des retro- und präcardialen Theiles der ventralen Parietalplatte.

Bei Cuniculus ist die retocardiale Platte kurz, demgemäss liegt der Herzschlauch nahe an der Vorderdarmwand und die präcardiale Platte ist sehr lang, ausserdem dünn, aus ihr geht direct die Leibeswand hervor.

Bei Cavia ist die retrocardiale Platte lang, der Herzschlauch kommt also nicht an den Vorderdarm selbst zu liegen. Die präcardiale Platte ist ursprünglich kurz und dick, wächst später stark in die Länge und zerfällt noch einmal in Schichten, in Leibeswand, ausserdem in Hautplatte und Darmfaserplatte.

Marburg, den 11. Januar 1889.

Nachtrag.

1. Hr. Professor His war so liebenswürdig, uns nach Einsendung des Manuscripts auf eine Abbildung aufmerksam zu machen, die er in seiner Abhandlung: *Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven*[1] gegeben hat. In der dort beigefügten Anmerkung polemisirt er gegen die Annahme von Uskow, dass sein Septum transversum durch secundäre Verwachsung entstehen soll. Da wir (wie oben S. 243 erwähnt) auf die Besprechung der weiteren Ausbildung der Theile für jetzt nicht eingehen können, so glauben wir unsere vorläufige Stellung zu dieser Frage auch auf das oben S. 242 Mitgetheilte beschränken zu müssen.

[1] *Dies Archiv.* 1887. S. 439.

Digitized by Google

2. Während des Druckes der Arbeit erhalten wir die Fortsetzung von Bonnet, *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer.* Bonnet giebt in denselben nunmehr auch die Darstellung der Entwickelung des embryonalen Coeloms und finden wir uns erfreulicher Weise in einem wesentlichen Punkte in Uebereinstimmung mit ihm, insofern auch er zwei verschieden entstehende Theile des embryonalen Coeloms von einander scheidet.

Ebenso schildert er die selbständige Entstehung von Coelomspalten vor und hinter dem Embryonalkörper.

Die Herzbildung scheint beim Schaf nach einem dritten, sowohl vom Kaninchen als vom Meerschweinchen abweichenden Typus vor sich zu gehen.

Digitized by Google

Litteraturverzeichniss.

1. van Beneden, *a.* Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères. *Archives de Biologie.* 1880. I.
b. Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. (Mit Julin.) *Archives de Biologie.* 1884. V.

2. Bonnet, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. *Dies Archiv.* 1884.

3. Cadiat, Du développement de la partie céphalo-choracique de l'embryon etc. *Journal de l'anatomie et de la physiologie.* 1878.

4. Carius, Ueber die Entwickelung der Chorda. *Dissertation.* Marburg 1888.

5. Fleischmann, *Embryologische Untersuchungen.* I. Wiesbaden 1889.

6. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Dies Archiv.* 1876.

7. His, *a. Anlage des Wirbelthierleibes.* Leipzig 1868.
b. Unsere Körperform. Leipzig 1874.
c. Anatomie menschlicher Embryonen. I. Leipzig 1880.
d. Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. *Dies Archiv.* 1881.

8. Hoffmann, C. K., *a.* Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* Bd. XL.
b. Ueber das Amnion des zweiblätterigen Keims. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* Bd. XXIII.

9. v. Kölliker, *a. Entwickelungsgeschichte des Menschen.* Leipzig 1879.
b. Festschrift zur Feier des 300 jährigen Bestehens der Universität Würzburg. 1862.
c. Grundriss der Entwickelungsgeschichte. 1884. 2. Aufl.

10. Ravn, *a.* Ueber die mesodermfreie Stelle in der Keimscheibe des Hühnerembryo. *Dies Archiv.* 1886.
b. Vorläufige Mittheilung über die Richtung der Scheidewand zwischen Brust und Bauchhöhle bei Säugethierembryonen. *Biologisches Centralblatt.* 1887. Nr. 14.

11. Strahl, *a.* Beiträge zur Entwickelung der Reptilien. *Dies Archiv.* 1883.
b. Ueber Entwickelungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. *Dies Archiv.* 1884.
c. Vergleich der Bildung der vorderen Amnionfalte beim Säugethier- und Reptilienembryo. *Marburger Sitzungsberichte.* August 1884.
d. Zur Bildung des Herzens beim Kaninchenembryo. *Marburger Sitzungsberichte.* August 1884.

12. Uskow, Ueber die Entwickelung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1883. Bd. XXII.

13. Selenka, *Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere.* IV. Das Opossum. Wiesbaden 1886.

14. Türstig, Untersuchungen über die Entwickelung der primitiven Aorten. *Schriften der Dorpater naturforschenden Gesellschaft.* 1884.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XV.)

Für sämmtliche Figuren gelten die gemeinsamen Bezeichnungen:

a. m. = äussere Mittelplatte;
ch. = Chorda;
d. p. = dorsale Parietalplatte;
d. s. = die der Dottersackswand entsprechende Membran bei Cavia;
ex. c. = extraembryonales Coelom;
hz. = Herz;
p. = Parietalhöhle;
p. p. = pericephale Parietalhöhle;
v. p. = ventrale Parietalplatte;
w. = Wurzelstück;
mes. = Mesoblast;
ent. = Entoblast.

Die Bezeichnungen *a, b, d, f, g,* sowie *α, β, γ* siehe im Text.

Es ist in allen Figuren der Ectoblast gelb, der Mesoblast roth und der Entoblast grün gezeichnet. Bei den Figg. 8—12a ist die Stelle, an welcher die eröffnete mesoblastische Chorda in den Entoblast übergeht, durch einen besonderen Farbenton hervorgehoben.

Die Figuren sind in schematischer Darstellung, aber nach Praeparaten gezeichnet. Die Figg. 4, 5 und 17 sind insofern etwas schematisirt, als der in dieser Zeit schon schräg geneigte Embryonalkörper senkrecht gezeichnet ist und beide Seiten bei 4 und 5 gleich ausgeführt sind, während dieselben thatsächlich meist verschieden weit entwickelt sind. Die von Lacerta sind zum Theil den gleichen Objecten entnommen wie die von Strahl in *diesem Archiv* gezeichneten (11 *b*).

Figg. 1—5. Amnionbildung und Auftreten der Leibeshöhle bei **Lacerta** an Querschnitten dargestellt.

Figg. 6 und **7.** Herzanlage und Leibeshöhle der Ente. Querschnitte.

Figg. 8—12. Bildung des Proamnion von Lacerta und Cuniculus im **Längsschnitt.**

Figg. 8 und 9. Lacerta.

Figg. 10—12. Cuniculus.

Fig. 12 a. Vorderende eines entsprechenden Meerschweinembryo. Aeussere **Mittelplatte** *a. m.* an der Stelle, an welcher beim Kaninchen die Trennung im **Mesoblast** stattfindet.

Figg. 13—18. Bildung des Herzens und der Leibeswand bei Cuniculus. Querschnitte.

Figg. 19—25. Dasselbe wie bei Cavia.

In Fig. 9 bezeichnet die Richtung der Pfeile die Stelle, an welcher etwa Fig. 1 als Querschnitt durchgelegt wäre, umgekehrt bei Fig. 1 die Stelle des Längsschnittes Fig. 9.

Digitized by Google

Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark.[1]

Von

Wilhelm His.

(Hierzu Taf. XVI—XIX.)

Die Arbeiten über die Entwickelung des Gehirns, mit denen ich seit geraumer Zeit beschäftigt bin, haben mich dahin geführt, dem Studium der histologischen Elemente des embryonalen Markrohres eine erneute Aufmerksamkeit zuzuwenden. Ueber das frühe Auftreten einer Spongiosa (Myelospongium), sowie über die in Nervenfasern sich verlängernden Zellen der Mantelschicht habe ich bei mehreren früheren Anlässen berichtet, zuletzt im Jahrgang 1887 dieses Archivs.[2] Weniger eingehend hatte ich mich bis dahin mit jenen Elementen beschäftigt, welche laut Altmann's weitgreifender Entdeckung der Sitz lebhafter Theilungserscheinungen sind, den Zellen, welche der Innenfläche des Markrohres zunächst liegen. Die besondere Aufmerksamkeit, welche diesen Elementen von anderer Seite her zugewendet worden war, schien mir eine fernere Bearbeitung derselben überflüssig zu machen. Es ist das, wie ich schliesslich erkannt habe, eine unrichtige Voraussetzung gewesen. Gerade diese Elemente bieten den eigentlichen Schlüssel für das Verständniss der ersten Nervenbildung, und wenn die früheren Beobachter dies Verhältniss übersehen konnten, so war das nur deshalb möglich, weil sie allzu ausschliesslich dem Studium

[1] Wiederholt aus den *Abhandlungen der Königl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften.* XXVI.

[2] Nr. 1—4.

Digitized by Google

der Kernfiguren sich hingegeben und darob dasjenige des Protoplasmaleibes vernachlässigt haben.[1]

Der Kürze halber werde ich die gerüstbildenden Zellen als Spongioblasten, die nervenbildenden als Neuroblasten und diejenigen des Mitosengebietes als Keimzellen bezeichnen.[2]

Mein Studium über die verschiedenen Zellenformen des embryonalen Marks habe ich bei menschlichen Embryonen der vierten und fünften Woche begonnen, und die hierbei gewonnenen Ergebnisse werde ich bei meiner Darstellung in den Vordergrund stellen. Ich kenne in der That kein anderes Material, welches nach den verschiedenen Richtungen hin gleich klare Bilder gewährt, wie dieses. Im weiteren Verlauf der Arbeit habe ich die Untersuchung auf Repräsentanten der verschiedenen Wirbelthierklassen ausgedehnt. Die Hauptschwierigkeit einer histologischen Analyse des embryonalen Markes liegt in der dichten Zusammenlagerung seiner Elemente, es bedarf daher sehr feiner Schnitte, um die Zellenleiber einzeln und freiliegend zu Gesicht zu bekommen.

Keimzellen.

Eine dünne Haut, die M. limitans interna, begrenzt die Innenfläche des Markrohres, sie nimmt die sich ausbreitenden inneren Enden der Gerüstzellen in sich auf, und im Verein mit diesen begrenzt sie ein System von rundlichen Buchten, die Lagerstätten der Keimzellen (Fig. 1 und 2). Nach einwärts pflegt somit jede Keimzelle an die M. limitans zu stossen, ringsherum ist sie von radiären Stützfasern umgeben, nach auswärts von ihr liegen mehr oder minder dichte Gruppen von Kernen, die theilweise Spongioblasten, theils auch den in Bildung begriffenen Neuroblasten an-

[1] Man vergleiche insbesondere die eingehende Monographie von Merk, *Die Mitosen im Centralnervensystem*, Wien 1887. Ein sehr gelegentlicher Hinweis auf pyramidenförmige Gestalt der „Epithelzellen“ und ihrer Abkömmlinge findet sich für das Gehirn der Froschlarven auf S. 12 des angegebenen Werkes. Dabei wird auch auf die Angabe von Harms Bezug genommen, welcher bei Ammocoetes den Uebergang von Epithelzellen in den Kern des Acustico-facialis constatirt hat.

[2] Das Wort Spongioblast ist m. W. von W. Müller zuerst gebraucht worden, von dem auch der Ausdruck Neurospongium stammt (Nr. 6, S. L). Allerdings fasst Müller die beiden Begriffe in einem etwas engen Sinn; sein Neurospongium entspricht nur der sogen. granulirten Substanz der Retina und des Gehirns, die Spongioblasten einem Theil der Zellen der inneren Körnerschicht. Das Neurospongium soll nach Müller eine von den Spongioblasten ausgeschiedene Intercellularsubstanz sein. Als allgemeine Bezeichnung für das Stützgewebe der Retina und der Centralorgane schlägt Müller das Wort Fulcrum vor, seine Spongioblasten sind sonach eine besondere Form von Fulcrumzellen. — Den Ausdruck „Keimzellen“ habe ich im Anschlusse an Merk's Bezeichnung einer „Keimschicht“ (germinativen Schicht) gewählt.

Digitized by Google

gehören. Von der Regel des Anliegens an der M. limitans macht die kleine Zahl jener Keimzellen eine Ausnahme, welche durch Nachbarzellen in die Tiefe gedrängt worden sind.[1] Die Gesammtmenge der Keimzellen ist beim menschlichen Embryo zu Ende der vierten Woche sehr bedeutend, sie bilden stellenweise eine beinahe geschlossene Schicht. Später nehmen sie an Menge ab und die von ihnen bis dahin eingenommenen Buchten erscheinen nunmehr frei von Einlagerungen.

Die typischen Keimzellen sind kugelig oder von leicht ovaler Gestalt, ein breiter, heller Protoplasmaleib umgiebt ihren Kern, und durch die helle Beschaffenheit ihres Leibes pflegen sich dieselben von ihrer Umgebung bestimmt abzuheben. Mit starken Systemen unterscheide ich an den Keimzellen eine blasskörnige Endoplasmaschicht von einer körnerfreien Ectoplasmalage (Fig. 3). Einigemal bin ich auch solchen Keimzellen begegnet, welche beim Schneiden aus ihrer Lage gekommen und über die Innenfläche der Grenzhaut frei hervorgetreten waren. Die kleineren Keimzellen messen beim menschlichen Embryo 10—11, die grösseren 13—14 μ. Jene enthalten Kerne von 4—5 μ, in diesen finden sich solche von $6^1/_2$—8 μ. Einzelne Keimzellen haben Kerne mit ruhendem Charakter, in ihnen bildet der Kern ein abgeschlossenes glattes Oval mit dicker Chromatinhülle und anliegenden Chromatinkörnern.[2] Die Keimzellennatur auch dieser Elemente geht aus ihrer Lage an der Innenfläche der M. limitans und aus ihrer runden Form hervor. In der Mehrzahl der Keimzellen entbehren die Kerne des abgeschlossenen Charakters ruhender Formen, und sie stellen sich als anscheinend unregelmässige Anhäufungen grober Chromatinkörner dar. Genauer betrachtet handelt es sich dabei um kurze dicke Stäbchen, die mehr oder minder deutlich eine strahlige Anordnung zeigen (Fig. 3), einzelne derselben sind auch gebogen und documentiren dadurch ihren Charakter als Schleifen.[3] Häufig begegnet man der Form der Doppelsterne. Ein ein-

[1] Beim menschlichen Embryo ist mir ein tieferes Hereinragen von Zellen mit Mitosen in die äusseren Schichten der Wand nicht begegnet, wohl aber bei anderen Wirbelthieren. Nachdem dieser Punkt durch **Merk** eine erschöpfende Bearbeitung erfahren hat, brauche ich darauf nicht weiter einzutreten. Ich constatire nur auch meinerseits, dass die Anlagerung der Zellen mit Mitosen an die Innenwand des Medullarrohres die Regel bildet.

[2] Unter meinen menschlichen Praeparaten ist eines (Embryo *T*), welches nach Richtung der Erhaltung ziemlich vorwurfsfrei ist. Der etwa vierwöchentliche Embryo war aus dem Uterus einer lebenden Frau herausgekratzt, mir sofort überbracht und in **Rabl**'scher Flüssigkeit (Platinchlorid und Pikrinsäure) fixirt worden. Leidlich erhalten, wenn auch nicht ohne jegliche Veränderung der Chromatinmassen, sind die Embryonen *R* und Br_1.

[3] **Flemming** bespricht in seinen Neuen Beiträgen (im *Archiv für mikroskopische Anatomie*, Bd. XXIX, S. 443) Mitosen mit auffallend kurzen Segmenten und theilt (Taf. XXV) einige Figuren mit, welche an die von mir gesehenen Bilder erinnern.

Digitized by Google

gehendes Studium der vorkommenden Kernformen liegt nicht im Plan dieser Arbeit.

Neuroblasten.

Ueber das Verhalten der Neuroblasten gewinnt man durchaus klare und überzeugende Bilder in der Zeit, da die ersten motorischen Wurzelfasern eben aufgetreten sind, und da die Mantelschicht begonnen hat, sich von der Innenplatte zu sondern. Die Zellen, welche ihre Axenfasern als motorische nach Aussen entsenden, und diejenigen, deren Fasern im Innern des Rohres verbleiben, besitzen dieselben Eigenschaften und sie zeigen in früher Zeit auch keine bemerkbaren Grössenunterschiede. Ein ovaler Kern, 9 bis 11 μ lang, $4^1/_2$ bis $5^1/_2$ μ breit, trägt an dem einen Ende einen conischen Zellenleib, welcher sich seinerseits in eine lange, von parallelen Rändern eingefasste Faser, den Axencylinder, fortsetzt (Fig. 4). Sowohl der Ansatzkegel der Faser als diese selber zeigen an guten Praeparaten eine deutliche Längsstreifung, und diese setzt sich eine Strecke weit über die Aussenfläche des Kernes fort. Der Kern ausgebildeter Neuroblasten ist mässig chromatinreich, und die in seinem Innern zerstreut liegenden Körner sind untereinander durch ein zartes Fadennetz verbunden. Von verzweigten Ausläufern des Zellenleibes ist keine Spur zu erkennen, die Protoplasmaschicht, welche den Kern umhüllt, ist so dünn, dass sie in einem grossen Theil ihrer Ausdehnung gar nicht selbständig zur Anschauung kommt, und es den Anschein gewinnt, als ob der Kern dem Ansatzkegel der Faser frei anliege. Das frühere und spätere Vorhandensein einer allseitigen Umhüllung nöthigt zur Annahme, dass eine allgemeine Protoplasmahülle auch jetzt vorhanden ist.

In der eben beschriebenen Weise finden sich die Neuroblasten in der Mehrzahl meiner älteren Figuren dargestellt[1], indessen habe ich auch einen Holzschnitt publicirt[2], welcher einen unregelmässig contourirten Saum rings um den Kern eines motorischen Neuroblasten herumgehen lässt. Es ist diese Figur nach einer das Rückenmark frei überragenden Zelle gezeichnet, wobei allerdings im Holzschnitte die Umgrenzung sehr viel härter herausgekommen ist, als im Original. Nachdem ich seitdem an zahlreichen untadelhaften Praeparaten, sowohl von menschlichen als von thierischen Markröhren, ein gleiches Verhalten nicht habe wiederfinden können, muss ich annehmen, dass der anscheinende Protoplasmaleib jener Zelle als eine

[1] So besonders in Fig. 4 des Aufsatzes vom Jahre 1883 (Nr. 1, Taf. V) und in der Tafel von der 1886 erschienenen Schrift über die Bildung des Rückenmarks (Nr. 2).

[2] Nr. 2, S. 487 und Nr. 4, S. 470, Fig. 3.


Digitized by Google

blos zufällige Auflagerung zu verstehen ist. Ich habe neuerdings das Praeparat mit den besten Linsen wieder geprüft, ohne sehr entscheidende Anschauungen gewonnen zu haben. Es liegt dem Kern eine unregelmässige Schicht einer blasskörnigen Masse von wenig charakteristischem Verhalten an, die ebenso gut zum Zellenleib gehören kann, als nicht. Nach meinen erweiterten Erfahrungen muss ich als Regel aufstellen, dass bei jugendlichen Neuroblasten der grössere Theil des Kerns von einer glatten und unmessbar dünnen Protoplasmahülle umgeben ist.

Die Neuroblasten legen sich vielfach zu Gruppen aneinander, der Art, dass die von ihnen abgehenden Wurzelfasern gemeinsame Bündel bilden. Hierbei zeigt jede Gruppe einen conischen Anschluss an das von ihr abgehende Faserbündel, und dies Verhalten ist bezeichnend genug, um schon bei mässiger Vergrösserung die Neuroblastengruppen daran zu erkennen (Fig. 5). Wie ich schon bei früherem Anlasse hervorhob),[1] so können die Spitzen solcher Gruppen nahe an den Rand des Markrohres heran, ja mit einzelnen ihrer Zellen sogar über das Aussengerüst des letzteren hinaustreten, eine Anordnung, der man allerdings nur auf jungen Entwickelungsstufen begegnet.. Figur 6 zeigt dies Hervortreten der Spitze vom motorischen Trigeminuskern von Embryo Br_3. Hier erscheint der Randschleier durch die äussersten Zellengruppen wie durch einen Keil auseinander gedrängt.

Die Bildung der Neuroblasten und die Uebergangszellen.

Bei Anlass einer Kritik der Bidder'schen Lehre von der Nervenbildung bemerkt Hensen: „noch hat Niemand bis jetzt das frei auswachsende Ende eines Nerven gesehen".[2] Die Forderung, dass man solche Enden soll sehen können, ist gerechtfertigt, sie lässt sich aber in der That auch erfüllen, unter der Voraussetzung, dass man mit der Beobachtung an der richtigen Stelle einsetzt. Die Neuroblasten entstehen in der innersten Schicht des Markrohres aus den hier vorhandenen Keimzellen, und von da aus gehen sie secundär in äussere Schichten der Wand über.

Von den Forschern, welche sich in neuerer Zeit mit dem Studium der Markentwickelung beschäftigt haben, sind wohl Alle zur bestimmten Kenntniss der Thatsache gekommen, dass von einem gewissen Zeitpunkt ab eine innere, dichter gefügte Zellenschicht von einer äusseren mehr aufgelockerten sich unterscheiden lässt. Auch haben mehrere von den Beobachtern wahr-

[1] Nr. 3, S. 362.
[2] Nr. 7, S. 272.


Digitized by Google

genommen, dass die erstere von den beiden Schichten an Breite und an Zahl der Elemente immer mehr abnimmt, während für die letztere das Umgekehrte gilt. Es ist nicht allzuleicht zu erkennen, wie die einzelnen Forscher dies Verhalten gedeutet haben, denn die darauf bezüglichen Angaben sind grossentheils ziemlich unbestimmt formulirt.

Kölliker stellt in seiner Entwickelungsgeschichte vom Jahr 1879[1] folgende Grundsätze auf: „Das Mark besteht nach der Schliessung der Rückenfurche aus einem Kanal, dessen Wandungen von ganz gleichartigen, radiär gestellten Zellen gebildet werden. In zweiter Linie bildet sich in dieser Wand eine Scheidung in zwei Lagen, von denen die äussere zur grauen Substanz sich gestaltet, während die innere als Auskleidung des Centralkanals erscheint". Im Grundriss vom Jahr 1884[2] wird dies noch etwas specieller dahin präcisirt, dass von den beiden sich sondernden Schichten, die innere ihren Charakter beibehält, während in der äusseren, zur grauen Substanz werdenden, die Zellen mehr rundliche Gestalt annehmen.

Auf Hensens Darstellung werde ich unten zurückkommen. Gierke[3] schildert das embryonale Rückenmark als aus vielen Schichten länglich elliptischer oder spindelförmiger Zellen bestehend, deren äussere Fortsätze bis zum Rand des Markes reichen. Im weiteren Verlauf der Entwickelung verwandeln sich die äusseren Zellen und es gehen Ganglienzellen und Neurogliazellen aus ihnen hervor. Je mehr die Entwickelung fortschreitet, um so mehr verschmälert sich die Schicht, indem die Umwandlung von Aussen nach Innen fortschreitet, bis zuletzt nur noch eine Lage, das Epithel des Centralkanals übrig bleibt.

Mit einem nicht unangemessenen Ausdruck bezeichnet Merk[4] das äussere von den beiden Zellenlagern als die gereifte Zone. Dieselbe wird aus der inneren oder germinativen Zone abgeleitet, und zwar sieht Merk das Wesen des Markwachsthums in einer Grössenzunahme der constituirenden Elemente, der Ganglienzellen sowohl, als der Zwischensubstanz.

Zwischen den Anlagen von Ganglien- und von Stützzellen machen die wenigsten Autoren eine scharfe Unterscheidung. Gierke sagt ausdrücklich, dass bei jüngeren Embryonen alle Zellen einander gleich sind und kein Merkmal die einen zu Nerven-, die anderen zu Gliazellen stempelt,[5] und

---

[1] Nr. 8, S. 591.

[2] Nr. 9, S. 262.

[3] Nr. 10, S. 499.

[4] Nr. 5, S. 16.

[5] Nr. 5, S. 496. In der sonst so sorgfältigen Arbeit von Gierke ist der entwickelungsgeschichtliche Abschnitt jedenfalls der schwächste. Das Mark soll anfangs nur aus rundlichen Bildungszellen bestehen. In der weissen Substanz sollen sich die

Digitized by Google

Vignal in seiner ausführlichen Arbeit über die Entwickelung des Rückenmarkes bei Säugethieren betont wiederholt,[1] dass die Elemente, die zu Nervenzellen und die zu Neurogliazellen werden, von einander nicht unterscheidbar sind. Auch erklärt Vignal die Vorstellung für unannehmbar, dass die proliferirenden Zellen aus der Umgebung des Centralkanales, sei es durch Wanderung, sei es durch Verdrängung, in die äusseren Schichten übertreten und er zieht es vor, zu glauben, dass innerhalb der grauen Substanz auf irgend einem noch unbekannten Wege eine Vermehrung der Zellen vor sich gehe.

Für eine primitive Trennung der nervösen von den bindegewebigen Anlagen ist Boll sehr entschieden eingetreten,[2] aber die Schärfe seines Beweises steht mit der Schärfe seiner Behauptung in keinem richtigen Verhältniss, und vor Allem ist seine Untersuchungsmethodik eine sehr unvollkommene gewesen. Boll hat die Hemisphärensubstanz von Hühnchen des dritten und vierten Tages frisch untersucht, und innerhalb eines homogenen ungegliederten Protoplasma zweierlei Kerne gesehen: die einen sollen bestimmt sein, zukünftigen Nervenzellen, die anderen Bindesubstanzzellen anzugehören. Diese Unterscheidung der Kernformen in früheren Perioden ist jedenfalls sehr misslich, um so mehr, da es sich herausstellt, dass derselbe Kern im Lauf der Entwickelnng sein Aussehen mehrfach und in erheblicher Weise ändert. Aus Boll's Zeichnungen kann man nicht entnehmen, aus welchen Schichten die dargestellten Elemente stammen und wie dieselben zu deuten sind.[3]

Meine eigenen bis dahin publicirten Darstellungen legen ein besonderes Gewicht auf das frühe, der eigentlichen Nervenbildung vorausgehende Auftreten eines Markgerüstes und auf dessen Bedeutung für die Ausbreitung der entstehenden Nervenfasern. Auch habe ich meines Wissens zuerst die Jugendstufen der Neuroblasten in ihrer charakteristischen Form kennen gelehrt. Die beiden Zellenschichten der Markwandung hatte ich als Innenplatte und als Mantelschicht bezeichnet und in die letztere die Anfangsbildung von Nervenfasern verlegt. Durch successive Abspaltungen von der Innenplatte liess ich die Mantelschicht allmählich breiter werden, indem an die zuerst nur schmale, aber durch die Bogenschicht scharf abgegrenzte

zuerst gleichartigen Zellen in abwechselnde Streifen ordnen, von denen die einen zu rundlichen polygonalen Stützzellen werden, die anderen zu länglichen Gebilden, welche anfangs noch richtige Zellen sind und nachträglich zu Fasern auswachsen. Es ist mir unverständlich, auf welchen Anschauungen diese Darstellung von Gierke sich aufbaut.

[1] Nr. 11, S. 206 und 216.

[2] Boll, Nr. 12, S. 106.

[3] Man vergleiche auch die Kritik, welche Hensen sowohl, als Gierke an Boll's Angaben ausgeübt haben, Nr. 7, S. 381 und Nr. 10, S. 503.

Digitized by Google

primäre Mantelschicht sich später secundäre Mantelschichten mit unbestimmterer Umgrenzung anschliessen sollten. Meine neueren Beobachtungen erlauben mir nun, eine bestimmtere und, hinsichtlich der Ableitung der Mantelschicht, auch eine correctere Darstellung von der Bildungsweise der einzelnen Markbestandtheile zu geben.

Unter den Elementen der Keimschicht befinden sich manche, welche durch die längliche Form ihres Kerns (bez. ihrer Chromatinmassen) von den typischen Keimzellen abweichen. Dieselben pflegen schmaler zu sein, als die letzteren, und ich hatte mich lange dabei beruhigt, sie als Producte eben abgelaufener Zelltheilung anzusehen. Letztere Voraussetzung trifft wohl auch meistens ohne Weiteres zu; eine genauere Prüfung der betreffenden Elemente ergiebt aber weiterhin, dass solche Zellen, vom regelmässigen Oval abweichend, nach auswärts in eine bald kürzere, bald längere Spitze auslaufen (Fig. 7 und 8). Dabei besitzen die Zellen noch einen den Kern rings umgebenden hellen Protoplasmaleib. Neben diesen Keimzellen mit beginnender Zuspitzung finden sich andere, bei welchen die Veränderung weiter vorgeschritten ist, Zellen von Keulenform, welche nach der äusseren Seite hin in eine längere schmale Faser sich fortsetzen (Fig. 9). Insoweit diese Elemente die Zwischenglieder zwischen Keimzellen und Neuroblasten bilden, kann man sie als Uebergangszellen bezeichnen. Ihre Eigenschaften sind zum Theil recht charakteristisch und von denen der Keimzellen, wie von denen der Neuroblasten gleich unterscheidbar: sie haben mit den Keimzellen das noch unfertige Gefüge des Kerns und die Lage in der inneren Wandschicht gemein, mit den Neuroblasten das Vorhandensein eines längeren fadenförmigen Fortsatzes. Noch ist ihr Kern ringsherum von einem nachweisbaren, wenn auch schmalen Protoplasmamantel umgeben.

Auf einer folgenden Stufe finden wir Zellen angelangt, welche von von der M. limitans bereits abgerückt sind, und deren Kern nunmehr abgeschlossen erscheint (Fig. 11). Der Protoplasmamantel, welcher die innere Hälfte des Kerns umgiebt, ist sehr dünn geworden. Die Masse des Zellenleibes beschränkt sich auf das kegeförmige Zwischenstück zwischen Kern und abgehender Faser. So sehr sich diese Zellen den fertigen Neuroblasten in ihren Characteren nähern, so bestehen doch noch merkliche Unterschiede zwischen beiderlei Kernen, ihre Kerne sind noch erheblich chromatinreicher, mit einer dicken Kapsel und einem groben Kernkörper versehen. Auch ist bei diesen Uebergangszellen der Protoplasmakegel auffallend empfänglich für Farbstoff, ein Verhalten, das bei den reifen Neuroblasten nicht wiederkehrt, während es sich bei den Uebergangszellen der vorangegangenen Stufe schon vorbereitet fand.

Digitized by Google

Wir können sonach folgende Reihenfolge von Formen unterscheiden:

1) Keimzellen von runder Form mit breitem Protoplasmamantel.

2) Keimzellen mit beginnender Zuspitzung und breitem Protoplasmamantel.

3) Uebergangszellen von Birnenform, mit schmaler werdendem Saum um den noch unfertigen Kern, sie können der M. limitans noch anliegen, und setzen sich nach auswärts in eine längere Faser fort.

4) Uebergangszellen von Birnenform mit abgeschlossenem Kern, sehr dünnem inneren Protoplasmamantel und stark tingirbarem äusserem Ansatzkegel.

5) Reife Neuroblasten mit blassem Kern und Zellenleib.

Solange der Kern nicht abgeschlossen ist, lässt sich über seine Form kein scharfes Urtheil abgeben, auf den Stufen 2 und 3 sind die Gruppen von Chromatinbestandtheilen etwas gestreckt und mehr oder minder unregelmässig gestaltet. Die Kerne von den Zellen der vierten Gruppe zeigen meistens eine eigenthümliche Zuspitzung. Ihr äusseres Ende geht mit einer conischen Verlängerung in das Ansatzstück der Faser hinein, als ob es an deren Bildung betheiligt wäre. Die starke Tingirbarkeit des Ansatzstückes kann bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein erwecken, als ob der Kern selber in die Faser übergehe, indessen ist dies nicht der Fall, der Kern endigt scharf umgrenzt am Eingang der letzteren. Der früher erwähnte Embryo *T* hat mir für die Tingirbarkeit des Ansatzkegels besonders deutliche Anschauungen gewählt, allein ich habe auch bei anderen Wirbelthieren und besonders deutlich bei der Forelle dasselbe Verhalten wiedergefunden. Bei manchen Uebergangszellen ist übrigens der Kern nicht nur zugespitzt, sondern gleichzeitig nicht unerheblich verschmälert und in die Länge gezogen (Fig. 10). Diese verschiedenen Umgestaltungen des Kernes sind vorübergehender Natur; am reifen Neuroblasten bildet derselbe wieder ein regelmässiges Ellipsoid. Es handelt sich dabei, wie ich annehmen muss, um temporäre Druckerscheinungen, die auf die Contractionen des umgebenden Protoplasmaleibes zurückzuführen sind.

Das Wesen der Neuroblastenbildung besteht der obigen Darstellung zufolge der Hauptsache nach darin, dass der ursprünglich breite Protoplasmamantel einer kugeligen oder ovalen Keimzelle nach einer bestimmten Seite hin ausströmt und sich zu einem langen Faden mit konischem Ansatzstück, dem Axenfortsatz, umbildet. Dieselben activen Vorgänge im Zellprotoplasma, welche die Formveränderung der ursprünglichen Keimzelle und die Faserbildung bedingen, enthalten meiner Ueberzeugung nach auch den Grund für die Ortsveränderung der betreffenden Elemente. Die Anfangs dicht unter der M. limitans liegenden Zellen wandern nach aussen und die ersten derselben sammeln sich als primäre Mantelschicht jenseits

Digitized by Google

der übrigen Zellen an. Für den activen Charakter der Ortsveränderung spricht die Natur des Zellenleibes und dessen nachweislich erfolgende tiefgreifende Umgestaltung. Ueberdies aber sind andere Bedingungen der Ortsveränderung ausgeschlossen, denn an eine einfache Verschiebung der Zellen durch Wachsthumsdruck der Nachbartheile kann nicht gedacht werden. Nach vollendeter Ortsveränderung der umgewandelten Keimzellen erscheinen deren Fächer leer (Fig. 11 und Fig. 16) und vielfach (so besonders in der Medulla oblongata) treten die Neuroblasten in Gebiete ein, die unmöglich als Orte geringsten Wachsthumsdruckes können gedeutet werden. Wie sich im Einzelnen der Wanderungsvorgang vollzieht, das wird so lange etwas unsicher bleiben, bis es gelingt, ihn an einem geeigneten Material direct zu beobachten. Am wahrscheinlichsten scheint es mir, dass die Verschiebungen des Protoplasmas, welche der Nervenbildung zu Grunde liegen, mit gewissen rhythmischen Schwankungen vor sich gehen, ähnlich den bei der Theilung der Kernschleifen beobachteten, und dass dabei der nach aussen vorgedrungene Theil des Zellenleibes den Kern jeweilen nach sich herzieht.

Es hat mir früher viel zu denken gegeben, dass die motorischen Fasern, wenn sie einmal da sind, sofort eine gewisse Länge besitzen. Den dorsalen Ast von Rumpfnerven sieht man gegen den Urwirbel vordringen, und der ventrale erreicht frühzeitig die hintere Grenze der Leibeshöhle. Dies weist darauf hin, dass das Anfangswachsthum der Axencylinder ein rasches sein muss, während doch späterhin die Längenzunahme der Fasern nur langsam fortschreitet. Dieses bisherige Räthsel löst sich durch den Vergleich der Keimzellen mit den Neuroblasten. Der zuerst sich bildende Faserantheil entsteht, wie wir gesehen haben, aus einem zuvor aufgespeicherten Protoplasmavorrath, während die spätere Längenzunahme nur auf Kosten von neu angesammeltem Material vor sich gehen kann.

Es ist von Interesse, wenigstens annähernde Zahlenwerthe des zur ersten Faserbildung disponiblen Materiales zu berechnen. Setzen wir den mittleren Durchmesser einer Keimzelle auf 11 μ an, den des Kernes auf 5 μ, so ergiebt sich als

das Volum der Gesammtzelle	697 cub. μ
das Volum des Kernes	65 „
das Volum des Zellenleibes ohne den Kern .	632 „

Die Breite eines Axencylinders beträgt (mit einem Nadelzirkel am Projectionsbilde des Zeichnungsprismas gemessen) ca. 0·9 μ. Aus obigen 632 cub. μ Protoplasma würde demnach eine Faser von rund 250 μ Länge gebildet werden können. Bei Embryo *R* beträgt der Abstand von der Austrittsstelle der vorderen Wurzeln zur Grenze der Leibeshöhle rund

Digitized by Google

200 μ, so dass bei Annahme obiger Unterlagen die Rechnung ziemlich gut stimmt. Es hat keinen Zweck, die Fehlerquellen der Berechnung im Einzelnen zu discutiren, denn die Annäherung kann vor Allem schon deshalb nur eine sehr grobe sein, weil die Messungen nicht am frischen Material, sondern an dem durch Reagentien und durch Paraffineinguss eingeschrumpften vorgenommen werden konnten. So viel ist aber jedenfalls ersichtlich, dass das im Protoplasmaleib der Keimzelle angehäufte Material genügt, um eine in die Leibeswand tief hereinreichende Faser zu liefern.

Günstige Bilder über werdende und über fertige Neuroblasten sind natürlich nur an solchen Schnitten zu erwarten, deren Richtung mit der Ebene der Faserentwickelung zusammenfällt. An solchen günstigen Schnitten gewinnt man eine Anschauung von der grossen Menge der in Bildung begriffenen Neuroblasten. Stellenweise hat es den Anschein, als ob sämmtliche Zellen der Seitenwand in der Umbildung zu Nervenzellen begriffen wären, indem die vorhandenen Spongioblasten hinter den Uebergangszellen an Menge sehr zurücktreten (Fig. 11). Besonders geeignet für solche Beobachtungen erweist sich die Stufe, da die Neuroblasten die Birnenform mit dunkler Spitze besitzen, weil zu der Zeit eine jede Zelle schon bei mässiger Vergrösserung ein sehr charakteristisches Bild gewährt. Es sind diese Bilder deshalb wichtig, weil sie ein indirectes Urtheil über die zahlreichen, anscheinend nackten Kerne gewähren, die man an etwas weiter fortgeschrittenen Markröhren der sechsten und siebenten Woche zwischen den unzweifelhaften Neuro- und Spongioblasten zerstreut findet. Diese Elemente, denen ich eine Zeit lang glaubte eine besondere Stellung anweisen zu müssen, bin ich nunmehr geneigt, durchweg als quer und schräg getroffene Neuroblasten anzusehen, mit denen sie den allerdings nur negativen Charakter der Protoplasmaarmuth gemein haben.

Weniger entschieden möchte ich mich über die Frage aussprechen, ob alle Zellen späterer Generation nothwendig einen Axencylinder entwickeln, oder ob auch verkümmerte Bildungen vorkommen, die nur verzweigte Ausläufer treiben. Erfahrene Hirnanatomen, wie z. B. Forel, sind für die Existenz solcher abortiver Nervenzellen eingetreten,[1] und ich halte die Frage für einer eingehenden Untersuchung bedürftig.

Der Process der Neuroblastenbildung erinnert in manchen Punkten an den der Spermatozoenbildung. Hier, wie dort, ist der einleitende Vorgang eine lebhafte Karyokinese mit nachfolgender Zelltheilung. Hier, wie dort, kommt es an den neugebildeten Zellen zu einer Umlagerung des Protoplasmas: die den Kern anfangs gleichmässig umgebende Schicht verschiebt sich nach einer Seite, der Kern bleibt in Folge dessen nur noch

[1] Forel, Nr. 13, S. 2.

Digitized by Google

mit seinem einen Ende der Protoplasmamasse verbunden, während sein anderes Ende anscheinend frei die Zelle überragt. Bei beiden Vorgängen findet während des Ablaufes der Formumbildung eine Lageveränderung statt und zwar verschieben sich beidemal die Zellen in der Richtung des entstehenden Protoplasmafortsatzes. Eine fernere Uebereinstimmung zwischen Samencanälchen und embryonalem Markrohr besteht darin, dass nur ein Theil der vorhandenen Zellen zur Bildung specifischer Elemente Verwendung findet, während andere zu einem verzweigten Stützgerüst sich entwickeln.

Die Vergleichung der sehr übersichtlich geordneten Abbildungen Benda's[1] und die Angaben seines Textes lassen vermuthen, dass die Aehnlichkeiten zwischen Spermatozoen- und Neuroblastenbildung noch weiter gehen. An jenen Figuren fällt auf, dass die äussersten Zellen ein helles Protoplasma haben, die Samenbildner ein dunkleres. Es ist dies ein Gegensatz, der zwischen den Keimzellen und Uebergangszellen des Markrohres wiederkeht. Da, wo die Keimzellen ruhende Kerne haben, da ist, wie wir oben hörten, das Chromatin in scheinbarer Körnerform der Wandschicht angelagert, und auch hierfür bieten einige Abbildungen Benda's eine unmittelbare Parallele (Taf. V, Fig. 1). Bei den Samenbildnern Benda's ist das Chromatin fast ganz und gar in die Kernhülle übergegangen, so dass kein Gerüst, sondern nur ein grösserer Kernkörper im Innern vorhanden bleibt, ein Bild, das sich bei den Uebergangszellen des Markrohres wiederfindet. Asymmetrien in der Kerngestalt vor Beginn der Protoplasmaumlagerung finden sich bei Samen- und bei Nervenbildnern, und endlich zeigen die Fusszellen der Samencanälchen in ähnlicher Weise einen streifigen Bau, wie die Gerüstzellen des Markrohres.

Diesen mehr oder minder durchgreifenden Uebereinstimmungen zwischen den Zellen der Samencanälchen und des Markrohres stehen nun allerdings auch manche nicht unwesentliche Differenzen gegenüber. Ein Hauptgegensatz besteht darin, dass bei der Samenfadenbildung der Faden ein Produkt des Kernes sein und das Protoplasma zu Grunde gehen soll (Kölliker, Biondi, Benda u. a.), wogegen bei der Bildung der Nervenfasern das Protoplasma das eigentliche Hauptmaterial liefert.

Spongioblasten.

Es wird weiterhin der Nachweis geführt werden, dass die Spongioblasten aus dem ursprünglich einschichtigen Epithellager der Medullarplatte hervorgehen. So lange der Epithelcharakter noch ausgesprochen ist, lassen

[1] Benda, Nr. 14, Taf. 5 u. ff.

Digitized by Google

sich an Durchschnitten zwei kernfreie Zonen, eine äusserste und eine innerste, und eine die Kerne enthaltende Mittelzone unterscheiden. Letztere nimmt im Laufe der Entwickelung an Breite erheblich zu; anfangs höchstens zweizeilig, wird sie in der Folge sechs- bis achtzeilig. Der Gegensatz zweier kernfreier Randzonen und einer kernhaltigen Mittelzone erhält sich an den Epithel- und an den aus ihnen hervorgehenden Spongioblastenlagen dauernd, mit der Beschränkung allerdings, dass in der inneren Zone die Keimzellen eingebettet sind. In vollem Sinne gilt somit die Bezeichnung kernlos für die innere Zone nur da, wo keine Keimzellen vorhanden sind. Des Aussehens halber, dass die beiden Randzonen im weiteren Verlauf annehmen, werde ich die innere als Säulenschicht, die äusseren als Randschleier bezeichnen.

Die Breite beider Schichten wechselt im Laufe der Entwickelung. Der Randschleier, welcher, wie wir sehen werden, das Lager für die Entwickelung der weissen Substanz bildet, nimmt im Allgemeinen an Breite stetig zu, wogegen die Breite der Säulenschicht auf verschiedenen Stufen an denselben Stellen wechselt. Eine besondere Rolle spielt dieselbe beim Schluss des Centralcanales. Die kernhaltige Mittelzone ist durch geraume Zeit hindurch die breiteste von den drei Zonen, sie umfasst die Anlage der grauen Substanz und in ihr vollzieht sich, nachdem es einmal zur Bildung der ersten Neuroblasten gekommen ist, jene Abscheidung von einer Mantelschicht und einer Bogenschicht, die ich in früheren Aufsätzen beschrieben habe.

Bei der mehrfachen Schichtung der Epithelkerne ergiebt sich naturgemäss, dass die Leiber der aus den Epithelzellen hervorgehenden Spongioblasten durch verschidene Tiefen sich vertheilen. Wir können innere, mittlere und äussere Spongioblastenlagen unterscheiden, wobei allerdings an eine strenge Trennung derselben nicht zu denken ist. In den inneren und mittleren Lagen sind die Spongioblasten alle radiär gerichtet. Dies gilt im Allgemeinen auch für die äussere Lage, indessen können sich hier vereinzelte Zellenleiber auch quer oder schräg stellen.

Jeder Spongioblast entsendet zwei Hauptausläufer, einen äusseren und einen inneren, zu denen noch einzelne seitwärts gerichtete Nebenausläufer hinzukommen können. Die inneren Ausläufer erreichen nach kürzerem oder längerem Verlauf die innere Grenzhaut und verbinden sich mit dieser Der genaue Charakter dieser inneren Ausläufer ist nicht leicht festzustellen; ich habe dieselben in meinen früheren Aufsätzen als ungetheilt und relativ breit beschrieben und eine fibrilläre Streifung an ihnen hervorgehoben. Dies ist in der That das Bild, das alle meine älteren Präparate von ihnen gewähren, und ich theile Fig. 12 noch einmal eine möglichst sorgfältig aufgenommene Zeichnung dieser inneren Spongioblastenpfeiler nach einem

Digitized by Google

Praeparate vom Embryo Br_3 mit. Hier sieht man von je einem Spongioblasten einen Fortsatz abgehen, welcher erst in der unmittelbaren Nähe der M. limitans sich verbreitert und in diese einfügt. Die Endverbreiterung macht nun allerdings den Eindruck von einem Auseinanderweichen verschiedener Fäden, zwischen denen eine trübe Ausfüllungsmasse vorhanden ist. Vielfach treten Forsätze aus tieferen Lagen an höher liegende Spongioblasten heran und schmiegen sich diesen so genau an, dass sich ihre weiteren Fortsetzungen wie Fortsätze der letzteren ausnehmen. Einzelne Kerne sieht man nach einwärts von drei bis vier Fortsätzen überragt, von denen indessen nur einer von der Zelle selber abzuleiten ist, die übrigen aus tieferen Schichten heraufgetreten sind. Quere Verbindungen der inneren Ausläufer vermag ich an diesen Verbindungen auch jetzt nicht zu sehen.

Mit diesem und ähnlichen Praeparaten stehen die Schnitte in einem gewissen Widerspruch, die ich von dem oben erwähnten, besonders frisch eingelegten Embryo *T* erhalten habe (Fig. 13). Hier treten die inneren Spongiobblastenfortsätze schon in einiger Entfernung von der M. limitans in Zweige auseinander, die dann ihrerseits wieder unter dichotomischer Spaltung in die M. limitans übergehen. Vom demselben Embryo *T* besitze ich auch einige Flachschnitte der frontal getroffenen Bodenplatte. Dieselben gewähren zunächst eine sehr klare Anschauung von den Beziehungen der Spongioblasten zur inneren Grenzhaut. Jeder von den inneren Fortsätzen zertheilt sich bei seiner Annäherung an die Haut in ein System feiner Zweigchen, die unter einander zu einem engmaschigen Netz sich verbinden (Fig. 14); dieses Netz ist eben die M. limitans interna. Schnitte durch die Kernzone zeigen gröbere Netze, in deren Knotenpunkten die Kerne liegen (Fig. 15). Isolirt durchschnittene Pfeiler, wie man sie nach den Profilansichten der Säulenschicht erwarten sollte, vermag ich in keinem Falle zu finden. Ich entnehme daraus, dass, falls die inneren Zellenfortsätze keine queren Verbindungen eingehen, der Anschein des Netzes dadurch entsteht, dass sich die im Allgemeinen blattartig gestalteten Fortsätze bei ihrem Aufsteigen schräg an einander legen. Für das Verständniss dieser Bilder in ihren Beziehungen zu einander scheint mir unter Anderen die Frage von Bedeutung zu sein, ob man es zur Zeit noch mit activ beweglichen protoplasmatischen Substanzen oder mit starren Fäden zu thun hat. Ist ersteres der Fall, so wird es auch verständlich, dass die verschieden behandelten Praeparate Bilder liefern, die unter sich nicht durchweg übereinstimmen. Uebrigens darf ich nicht unterlassen, hervorvorzuheben, dass die Schnitte von Embryo *T*, anlässlich ihrer Färbung mit Kernschwarz, mit einer Lösung von kohlensaurem Lithion behandelt worden sind, einem Reagens, welches das klare Hervortreten der Gerüstfasern begünstigt haben mag.

Digitized by Google

Die äusseren Fortsätze der Spongioblasten, zuweilen schon mit getrennten Aesten entspringend, theilen sich in ihrem weiteren Verlauf und gehen unter einander einzelne quere Verbindungen ein. Solche Verbindungen werden auch durch die vom Zellenleib abgehenden Seitenausläufer vermittelt. Immerhin bleibt innerhalb der eigentlichen Kernzone das Maschenwerk der Ausläufer noch ein sehr loses, und erst an der Grenze der Zone ändert sich der Charakter, indem sich nun ein System von queren Verbindungsbrücken zwischen den bisherigen Radiärfasern ausbreitet, dadurch eine Art von Grenzmarke bildend. Jenseits davon folgt das Gebiet des eigentlichen Randschleiers mit seinem dichteren Gefüge und dem ausgesprochenen netzförmigen Charakter. Die Hauptbestandtheile des Randschleiers sind zahlreiche blattartig geformte Radiärbälkchen, die an ihren äusseren Enden verbreitert zu sein pflegen, und die unter einander durch kurze Quersprossen zusammenhängen. Je jünger die Entwickelungsstufe, um so schmaler ist der Randschleier, und um so dichter sein Gefüge. In vorgerückteren Perioden lockert sich das Maschenwerk; aber auch in einer Zeit, da schon reiche Mengen von nervösen Längsbahnen vorhanden sind, ist die primäre Anordnung des Markgerüstes in der radiären Gliederung der weissen Substanz immer noch zu erkennen.

Ueber die Kerne der Spongioblasten ist nicht viel Besonderes zu bemerken, sie sind im Allgemeinen von ovaler Gestalt und von einem Chromatinnetz durchzogen; auf späteren Stufen bin ich unregelmässigen Formen (Keulen- oder Dreiecksgestalten) begegnet, ich wage indessen nicht, hierauf ein Gewicht zu legen, da bei diesen Formen eine ungenügende Conservirung im Spiel gewesen sein kann.

Je weiter das Mark in seiner Entwickelung vorgeschritten ist, um so gestrecktere Formen zeigen seine Spongioblasten. Schon auf frühern Stufen constatirt man das häufige gruppenweise Beisammenliegen ihrer Zellenleiber. Dies wird später noch viel auffälliger. Bei Embryonen der sechsten und siebenten Woche zeigt in der vorderen Markhälfte die der Höhle zugekehrte Wandschicht eine Reihenfolge von pfeilerartig angeordneten Spongioblastenbüscheln, zwischen welchen breite leere Zwischenräume übrig bleiben (Fig. 16). Es erklärt sich dies eigenthümliche Verhalten dadurch, dass die in den Zwischenräumen früher vorhandenen Zellen, die Keimzellen und die aus ihnen hervorgegangenen Neuroblasten ihre ursprüngliche Bildungsstätte verlassen haben und in die äusseren Schichten des Marks hervorgedrungen sind.

Die Flimmern an der freien Oberfläche der inneren Spongioblasten, der sog. Epithelzellen scheinen sich vom Ende der fünften Woche ab zu entwickeln. Kittpräparate sind für deren Studium im Allgemeinen nur wenig günstig.

Digitized by Google

Ich beschränke mich bei meiner Darstellung ausdrücklich auf die frühen Entwickelungsstufen des Markgerüstes (etwa bis in die Mitte des zweiten Monats hinein). In späterer Zeit treten noch bedeutende Veränderungen ein, die den bleibenden Charakter des Gewebes mitbestimmen. Einestheils kommt es zur Entwickelung eines dichten Schwammnetzes auch innerhalb der grauen Substanz und zu einer Einhüllung der in dieser liegenden Nervenzellen und Nervenfasern; anderntheils erscheinen vom Ende des zweiten Monats ab in der bis dahin kernfreien weissen Substanz Zellen von wahrscheinlich bindegewebiger Abkunft, welche weiterhin auch in die graue Substanz vordringen. Ich halte dieselben für die Vorgebilde der sog. Deiters'schen Pinselzellen, denn diese durch eine Reihe von neueren Forschern (Deiters, Boll, Ranvier, Gierke u. A.) so eingehend studirten Elemente haben mit den Spongioblasten keine Gemeinschaft. Alle diese späteren Entwickelungsvorgänge der Spongiosa bezw. der Neuroglia verlangen ein specielles Studium, in das ich zur Zeit noch nicht eintreten werde, dagegen habe ich noch mit einigen Worten auf die Geschichte der Bodenplatte und auf die Deckplatte einzugehen.

Die Bodenplatte liefert keine Neuroblasten, ihre Zellen werden alle zu Spongioblasten und bei deren gedrängter Lage entsteht an der Grenze der beiden Seitenhälften des Medullarrohres eine sagittal gestellte Substanzplatte, die in ihrem inneren Abschnitt die Zellenleiber der betreffenden Spongioblasten enthält, nach aussen davon aus dichten Büscheln von Gerüstfasern besteht. Die letzteren verlaufen gleichfalls sagittal, und sie erstrecken sich unter leichter Divergenz bis zur Oberfläche des Markes, wo sie unter Eingehung lateraler Verbindungen endigen. Vereinzelte Spongioblastenleiber treten auch noch zwischen diesen äusseren Fasern bis in die Nähe der Oberfläche auf. Als Ganzes bilden die fraglichen Fasern eine Art von Scheidewand zwischen den beiden Seitenhälften, und in diese primäre Scheidewand dringen von beiden Seiten her die bogenförmigen Fasern von Neuroblasten ein, indem sie dieselbe, sei es direct oder in leicht *S*-förmig gebogenem Verlauf durchsetzen. Erst von dem Zeitpunkt ab, da solche Fasern da sind, können wir am Rückenmark von einer vorderen Commissur, am verlängerten Mark von einer Raphe reden. Während nun aber die primäre Scheidewand für die Fasern durchgängig ist, hemmt sie den Durchtritt von Zellen und sie giebt, wie ich dies bei anderem Anlass darthun werde, den Grund ab zu besonderen Ansammlungen von Zellenhaufen dies- und jenseits von der Mittellinie.

Die Deckplatte bewahrt gleich der Bodenplatte einen einheitlichen Charakter. Anfangs nur epithelial, bleibt sie dieses an der Medulla oblongata zeitlebens, am Rückenmark werden die Epithelzellen zu Spongioblasten. Sie nehmen eine im Allgemeinen schräge Stellung an und ent-

Digitized by Google

wickeln in der Folge eine sehr breite Säulenschicht, deren einzelne Glieder sich dicht an einander anlegen. Indem sich sodann von den Seiten her die beiderseitigen Säulenschichten bis zur Berührung entgegenrücken, kommt es zwischen ihnen zu einer Verschmelzung und dadurch zu einem Verschluss des Centralkanals in der Richtung von hinten nach vorn, einem Vorgang, den ich in einer früheren Schrift beschrieben und abgebildet habe.[1]

Beobachtungen über die Markentwickelung bei verschiedenen Wirbelthieren.

Ausser dem Menschen und einigen Säugethieren (Kaninchen und Katze) habe ich verschiedene Repräsentanten anderer Wirbelthierklassen auf ihre embryonale Markbildung untersucht, das Hühnchen, die Eidechse, den Frosch und den Landsalamander, das Neunauge, die Forelle und von Selachiern den Pristiurus. Ueberall habe ich dieselbe allgemeine Anordnung der Markbestandtheile wiedergefunden. Ueberall kehren die grossen runden Keimzellen wieder, mit hellem Protoplasmahof, überall das Markgerüst mit seinen säulenartig in die Membrana limitans sich einfügenden Stützfasern und seinem feinen reticulären Randschleier. Ueberall sind ferner Neuroblasten zu finden, als Zellen, die zur Zeit ihrer ersten Ausbildung birnenförmig gestaltet sind und die nach der einen gerundeten Seite hin einen anscheinend nackten Kern tragen, nach der anderen aber durch Vermittelung eines conischen Zwischenstückes in einen fadenförmigen Fortsatz, den Axencylinder, auslaufen. Die Klarheit, mit welcher die einzelnen Theile hervortreten, ist bei verschiedenen Thieren verschieden und sie wechselt bei derselben Art mit dem Entwickelungsgrad. Meine Beobachtungen sind an solchem Material angestellt, das mir zur Zeit zur Verfügung stand, und ich vermag nicht durchweg geschlossene Entwickelungsreihen mitzutheilen. Was indessen in den einzelnen Reihen an Zwischengliedern fehlen mag, das wird im Ganzen wohl genügend durch das ersetzt, was die Nachbarreihen zeigen.

Kaninchen und Katze. Die jüngsten Säugethierembryonen, welche ich auf ihre Markentwickelung untersucht habe, sind Kaninchen aus der Zeit, da sich die Rückenwülste eben emporwölben (Fig. 17). Der Markplattenantheil des Ectoblasten hat zu der Zeit den ausgesprochenen Charakter eines Cylinderepithels, und er besteht der Hauptsache nach aus pallisadenförmig an einander gereihten Zellen, deren jede mit ihrer Längsaxe senkrecht zur Oberfläche orientirt ist, mit ihren beiden Grundflächen sowohl die innere als die äussere Fläche berührend. Noch sind die Zellen

[1] Nr. 2, Fig. 9 und 10, S. 503 und 505.

Digitized by Google

verhältnissmässig kurz, etwa noch einmal so lang als breit, und ihre ovalen Kerne liegen der Aussenfläche näher als der inneren. An jeder Zelle scheidet sich ein heller Ectoplasmahof von einer trüben Endoplasmamasse. In der inneren Hälfte der Epithelplatte liegen in unregelmässigen Abständen von einander grosse runde Zellen, deren heller, durchsichtiger Protoplasmaleib sich gegen den der Epithelzellen deutlich abhebt. Sie sind nicht sehr reichlich vorhanden, einige derselben zeigen Kerne mit ruhendem Charakter, andere zeigen Mitosen. Bei den einen und bei den anderen pflegt sich ein zartes dunkles Fadengerüst vom Kern nach der Oberfläche hin zu erstrecken. Diese runden, zwischen die Epithelien eingeschobenen Elemente sind die Keimzellen.

Die eben beschriebenen Bestandtheile finden sich auch in einer nachfolgenden Stufe wieder, zur Zeit, da das Medullarrohr sich schliesst (Fig. 18). Die Epithelzellen sind jetzt gestreckter, ihre Kerne sind kleiner als zuvor, sie liegen in drei bis vier Zeilen, der äusseren Oberfläche noch näher, als der inneren. Die Keimzellen verhalten sich wie zuvor, die ruhenden Kerne sind in Ueberzahl. Auch in der Zeit kurz nach Schluss des Medullarrohres ist der epitheliale Charakter der Markplatte noch sehr ausgeprägt. Die Zellen sind schlanker geworden und hauptsächlich in ihrem Aussentheil gewachsen, wodurch die Kernreihen mehr nach einwärts gerückt erscheinen.

Mit den beiden beschriebenen Zellenformen, den Epithelien und den Keimzellen, erscheinen schon von sehr früher Zeit ab die Anlagen für die später vorhandenen specifischen Elemente geschieden. Die Epithelzellen sind die Vorläufer der Spongioblasten und des mit diesen verbundenen Markgerüstes, von den Keimzellen aus vollzieht sich die Entwickelung der Neuroblasten.[1]

Den primitiven Epithelcharakter der Markplatte hat bekanntlich Hensen in seiner bahnbrechenden Arbeit über Säugethierentwickelung ganz besonders hervorgehoben, und er hat die Art der Schichtung, sowie die allmähliche Umbildung der Zellenformen bis zur Entstehung des äusseren Netzgerüstes sehr sorgfältig und eingehend studirt. Das Mark ist, wie er sich ausdrückt, ein einfach geschichtetes Epithel, in dem Sinn, dass zwar die kernhaltigen Zellenleiber verschiedene Lagen bilden, jede Zelle aber mit ihren Enden die beiden Grenzflächen der Markplatte erreicht.

[1] Mit obiger Fassung ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass in früheren Zeiten ein Theil der Keimzellenabkömmlinge zu Epithelzellen bez. zu Spongioblasten wird. Positive Erfahrungen über solche Umbildungen besitze ich nicht, als sicher kenne ich nur die Umbildung von Keimzellen in Neuroblasten. Ich verweise auf die nachfolgende Besprechung dieser Frage.


Digitized by Google

Die Auffassung des Markes als eines einfach geschichteten Epithels lässt sich unter bestimmten Erweiterungen des Epithelbegriffes für das Markgerüst zeitlebens vertreten, dagegen können die Neuroblasten diesem Schema nicht eingereiht werden. Hensen hatte seinerseits auch die Nervenzellen und Nervenfasern aus den Epithelzellen (durch unvollkommene Theilung) abgeleitet. Wie dies von einem so feinen Beobachter nicht anders erwartet werden kann, so hat er die runden Keimzellen und birnenförmigen Neuroblasten nicht übersehen, aber er hat sie für misshandelte Formen gehalten. Seine Zeichnungen zeigen Elemente sowohl der einen, wie der anderen Art. Im Text sagt er hierüber:[1] „Dazu kommt, dass die Zellen nicht selten eine rundliche oder den Ganglien ähnliche Form annehmen. Ich halte die Spindelform für die normalere, da das Mark bei rundlichen Zellen immer etwas gelockert, nicht so gut erhärtet zu sein scheint."

In der Zeit nach dem Markschluss finde ich die ersten unzweifelhaften Uebergangszellen. Von den der inneren Grenzhaut anliegenden isolirten Elementen zeigen einzelne Birnenform, indem sie in eine nach auswärts gekehrte Spitze auslaufen. Von den Epithelzellen heben sich diese Elemente durch ihre helle Beschaffenheit scharf ab (Fig. 19). In ganz ähnlicher Weise finde ich die Uebergangszellen im Rückenmark von Katzenembryonen derselben Entwickelungsphase wieder (Fig. 20).

Die nun folgenden Stufen bringen beim Kaninchen eine starke Ueberfüllung des Markdurchschnittes mit Kernen. In sechs- bis achtfachen Reihen greifen diese in einander und reichen bis in die Nähe der Aussenfläche. Dazwischen liegen radiäre Fasern, wie ich annehmen darf, gemischten Ursprungs. Noch ist an der Aussenfläche die epitheliale Gliederung vorhanden, dann aber tritt (nach dem zwölften Tage) eine Umbildung der Epithelien zum Markgerüst ein. Sowohl aussen als innen bildet sich eine Membrana limitans und während an der Innenseite nur die Randabschnitte der Zellen zur Bildung dieser Haut zusammentreffen, findet nach aussen ein weitergehende Verbindung statt. Die bisherigen Grenzen der Zellenleiber verschwinden und an deren Stelle findet sich nunmehr eine trübe Substanzschicht, der Randschleier. Die Schicht ist von zahlreichen Lücken durchsetzt und besitzt zu der Zeit noch ein fein poröses Ansehen. Später werden die freien Zwischenräume grösser, der spongiöse Charakter der Schicht tritt deutlicher zu Tage, und es finden sich einestheils radiär gestellte Bälkchen, die in gewissen Abständen auf einander folgen, anderntheils ein an diese sich anlehnendes, feinmaschiges Gerüst, das die

[1] Hensen Nr. 7, S. 382 u. ff. Unzweifelhafte Neuroblasten scheint die Fig. 53 *B* wiederzugeben.


Digitized by Google

Zwischenräume der radiären Balken einnimmt. Fig. 21 zeigt von einem Katzenembryo von 6 mm NL. eine Gruppe von äusseren Spongioblasten in Verbindung mit dem Randschleier. Man sieht daran, dass die Theilung der Ausläufer gleich nach aussen von den Zellen ihren Anfang nimmt, und dass an die radiären Hauptbalken sich ein System von kurzen Seitenbalken anfügt. In der Zeit, da die Entwickelung des Gewebes so weit vorgeschritten ist, sind die motorischen Nervenwurzeln voll ausgebildet, sie erweisen sich als Fortsätze von Neuroblasten, welche zum Theil nahe an der Oberfläche liegen, zum Theil von dieser abstehen. Auch hier kehren die beim menschlichen Markrohr constatirte Gruppenbildung der Zellen und die büschelweise Vereinigung der von ihnen ausgehenden Fasern wieder (Fig. 22).

Die Beobachtungen an Säugethierembryonen, sowie die später zu schildernden an Selachiern führen zum Ergebniss, dass die Bildung des Randschleiers mit einer Verschmelzung der äusseren Abschnitte der Epithelienleiber sich einleitet. Das Gerüst, das wir in der Folge hier finden, entsteht nicht etwa dadurch, dass von der Oberfläche der Zellen einzelne Ausläufer frei hervorwachsen und unter einander sich verbinden, sondern es verschmelzen die Zellenleiber als Gesammtheit, und ihre Substanz wandelt sich in das Gerüst um. Da, wo jene gelegen hatten, da findet sich von einem gewissen Zeitpunkt ab das letztere. Der Uebergang der Epithelien in das Markgerüst vollzieht sich fast unmerklich, und dies beruht darauf, dass die Epithelzellen schon vor ihrer Verschmelzung in ihrem Innern eine Zeichnung zeigen, welche auf das Vorhandensein von Fadenstructuren hinweist. Diese innerhalb der Zellen vorgebildeten Structuren erhalten sich in den Balken des Markgerüstes, während die übrige Zellsubstanz eine Art von Einschmelzung zu erfahren scheint. Ich verweise auf die hierauf bezüglichen Erörterungen in dem späteren Abschnitt über das Haifischmark, und ich hebe hier nur das Eine ausdrücklich hervor, dass wir uns den Process der Gerüstbildung nicht als die einfache Ausscheidung einer inactiven festen Masse vorstellen dürfen. Die am Gerüstbau betheiligte Substanz wächst als ein lebende durch geraume Zeit weiter. und das relativ späte Hervortreten von Flimmern an der inneren Oberfläche weist auf die physiologische Thätigkeit derselben hin.

Der Randschleier erweist sich, wie wir gesehen haben, als das Filter, welches die Neuroblasten in den Innenbezirken des Markes zurückhält, nur ausnahmsweise einzelnen Zellen den Durchtritt gestattend. Wie ist nun damit zu vereinbaren, dass die Gefässanlagen völlig unbehindert durch den Randschleier hindurchtreten und bis zur grauen Substanz vordringen? Zwei Gründe lassen sich hierfür anführen, die möglicherweise beide zugleich in Betracht kommen. Einmal wissen wir, dass die jungen Zellen

Digitized by Google

aus der Gruppe der Bindesubstanzen in ganz besonderem Maasse schmiegsam sind und jedenfalls über ein formelles Anpassungsvermögen verfügen, das den Neuroblasten mit ihren grossen Kernen nicht zukommt. Sodann aber fällt auch das Eindringen der Blutgefässe in das Mark zeitlich in eine ganz andere Periode, als die Entwickelung der Neuroblasten. Die Maschen des Randschleiers sind zu der Zeit des Gefässeintrittes verhältnissmässig schon recht weit (wenigstens gilt dies vom menschlichen Embryo) und es bietet keine Schwierigkeit, den Eintritt von Gefässanlagen in dieselben zu verstehen.

Eine besonders schwierige Frage ist die nach der Vermehrung der Epithelzellen und der Spongioblasten. Man hat an zwei Möglichkeiten zu denken: entweder liefern die sich vermehrenden Keimzellen sowohl Neuroblasten als Epithelzellen und Spongioblasten, oder die Epithelzellen vermehren sich direct. Ich bin keinen Bildern begegnet, welche ein Hervorgehen von Epithelzellen aus Keimzellen erkennen lassen, anderntheils aber besitze ich auch keine unzweifelhaften Anschauungen über die Theilung von Epithelzellen. Auf früheren Entwickelungsstufen nimmt die Menge der Kerne erheblich zu, während deren Grösse sich verringert. Hie und da bin ich auf Bilder gekommen, wo Mitosen anscheinend im Innern von inneren Spongioblasten lagen, aber man hat solche Bilder immer mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen, und ich ziehe es vor, die Frage nach der Vermehrung der Epithelzellen noch offen zu lassen bis zur Gewinnung günstigen Beobachtungsmateriales. Eine Vermehrung der Spongioblasten in späterer Zeit anzunehmen, liegt m. E. kein entscheidender Grund vor.

Hühnchen. Beim Hühnchen ist gegen Ende des zweiten Tages der Epithelcharakter der Markplatte noch vorhanden. Die Kerne liegen in 5—6 Reihen dicht ineinander geschoben, ein jeder Kern innerhalb eines nach beiden Seiten hin sich verlängernden Zellenleibes. Die innersten Zellen setzen sich verbreitert in die M. limitans interna fort. Nach aussen nimmt eine etwas breitere Substanzlage die Zellenenden in sich auf. Sehr deutlich tritt zu der Zeit innerhalb des Zellenleibes eine mehr oder weniger verästigte Fadenstructur zu Tage (Fig. 23). Die Fadenbüschel sind es, welche an der äusseren und inneren Grenzfläche sich ausbreiten und untereinander verfilzen. Zwischen ihnen liegt eine durchsichtige Zwischenmasse. Die Menge der Keimzellen mit Mitosen ist eine mässige. Diese Elemente sowohl als die Epithelzellen sind verhältnissmässig klein.

In voller Entwickelung finde ich sowohl den Randschleier als die Neuroblasten im Beginn des vierten Tages. In Fig. 24 habe ich eine Abgangsstelle vorderer Wurzelfasern gezeichnet, und es ergiebt sich, dass ein Theil der Fasern direct von solchen Neuroblasten kommt, welche an der Ober-

Digitized by Google

fläche der grauen Substanz liegen. Auch hier tritt jene büschelweise Zusammenordnung der Ansatzstücke und der Fasern zu Tage, der wir schon beim menschlichen Embryo begegnet waren.

Eidechse. Die jüngst untersuchte Stufe betrifft Embryonen von 3 mm Länge mit noch offener Linsengrube. Drei- bis vierfache Reihen von Spongioblasten bilden die Hauptmasse der Platte, und ihre Leiber gehen nach einwärts in schmale Pfeiler aus, die sich zur M. limitans interna verbinden. Eine äussere Grenzschicht wird von äusseren Pfeilern gebildet, zwischen denen verhältnissmässig umfängliche Lücken frei bleiben. Grosse runde Keimzellen liegen in mässiger Verbreitung unter der inneren Grenzhaut (Fig. 25).

Bei einer Eidechse von 6 mm NL. besitzt der Randschleier schon ziemlich weite Maschen und ist aus dicken Bälkchen gebildet. Die äusseren Neuroblasten bilden, besonders in der ventralen Markhälfte, eine mehrfache Lage, und zwischen ihnen findet sich ein dichter Complex von sich durchkreuzenden Faserzügen (Fig. 26). Dadurch entsteht an der Grenze der grauen Substanz eine eigenthümlich undurchsichtige Schicht, die medialwärts in die vordere Commissur sich fortsetzt und aus der lateralwärts die motorischen Wurzeln hervortreten. Einer ähnlichen Schicht begegnen wir auch bei den Fischen und ich bezeichne sie als Intermediärschicht, sie entspricht den beiden vereinigten Lagen, welche wir bei Säugethieren und Vögeln als Mantel- und als Bogenschicht kennen gelernt haben. Ein Theil ihrer Fasern sind Bogenfasern, welche den Weg zu der vorderen Commissur einschlagen, andere gehen aus nahe liegenden Neuroblasten direct in die Wurzelbündel über, ein dritter und nicht geringer Theil aber wird aus solchen Wurzelfäden gebildet, welche, von höher oder tiefer liegenden Neuroblasten herkommend, das Mark in auf- oder in absteigender Richtung durchsetzen, um zu ihrer Austrittsstelle zu gelangen. Ueber die Menge dieser Fasern und über ihren theils schrägen, theils steilen Verlauf geben Frontalschnitte völlig klare Anschauungen. Bei einem etwas älteren Embryo, 9 mm lang vom Scheitel zur Schwanzwurzel, ist die Anordnung der Theile dieselbe, nur enthält der Randschleier eine reichlichere Menge von Längsfasern. Innerhalb des ventralen Abschnitts der Mantelschicht erkennt man sowohl an Quer- als an Frontalschichten eine nicht geringe Anzahl von Neuroblasten, deren Ausläufer direct medialwärts gegen die vordere Commissur hinziehen. Beachtenswerth ist ferner das Auftreten vereinzelter Neuroblasten in der Peripherie des Randschleiers inmitten der weissen Substanz.

Amphibien (Salamandra maculata und Frosch). Vom gefleckten Salamander habe ich Larven von 8—9 mm Länge untersucht. Dünne Schnitte

Digitized by Google

zeigen ein ausnehmend elegantes Markgerüst mit mehrfachen Reihen grosser Spongioblasten (Fig. 27). Die innerste Lage der letzteren hängt mit der inneren Grenzhaut durch verzweigte, unter sich netzförmig verbundene Balken zusammen. Die Kerne sind in dieser, sowie in den mittleren Schichten radiär gestellt und in letzteren hängen die Zellen auch der Quere nach unter einander zusammen. Die äussersten Spongioblasten stossen an den Randschleier und ihre Ausläufer verzweigen sich in diesen hinein. Die Kerne dieser Lage stehen vorwiegend parallel zur Oberfläche des Markes. Im Ganzen zeichnet sich das Netzwerk durch seine minder starren Formen aus und durch die Grösse seiner Elemente. Die Neuroblasten (Fig. 28) der Salamanderlarven sind gleichfalls sehr gross, von ihrem breiten Kern geht ein rasch sich verjüngender Zellenleib in die Axenfaser über, eine fibrilläre Streifung ist an ihm erkennbar.

Am Mark von Froschlarven tritt der bei allen Wirbelthieren vorhandene Gegensatz zwischen einem weitmaschigen inneren und einem engmaschigen äusseren Markgerüst in ganz besonders ausgeprägter Weise zu Tage (Fig. 29). Die innersten Spongioblasten bilden eine dicht gedrängte Lage, von der aus radiäre Fasern nach auswärts sich erstrecken, um in ein von mittleren und äusseren Spongioblasten gebildetes Netzwerk einzutreten. Alle aus Protoplasma hervorgegangenen Theile des Markgerüstes, einschliesslich der inneren Grenzhaut und des Randschleiers, enthalten schwarzes Pigment, theils in feineren, theils in groben Körnern. Ebenso sind die Neuroblasten pigmenthaltig, das Pigment sammelt sich hier in dem Ansatzkegel der Axenfasern, jeder Neuroblast läuft somit nach der einen Seite hin in eine schwarze Spitze aus. Bei manchen Neuroblasten erstreckt sich das Pigment als eine dünne Schale um den Kern herum, den es entweder ganz oder doch grossentheils umhüllt.

P e t r o m y z o n. Ich habe Larven von Ammocoetes Planeri von 5—6 mm Länge untersucht. Der Querschnitt des Rückenmarks (Fig. 30) ist klein, und auch dessen Zellen sind von etwas geringerem Durchmesser als bei anderen Wirbelthieren auf gleicher Entwickelungsstufe, dabei sind sie sehr dicht in einander gedrängt. Die Gliederung des Gerüstes tritt, wenigstens bei den von mir benutzten, in Sublimatlösung fixirten Präparaten, nicht deutlich zu Tage. Eine innere, dem Centralkanal zugewendete Reihe von Kernen gehört den inneren Epithelzellen oder inneren Spongioblasten an, nach aussen davon folgen sofort mehrfache Reihen sehr charakteristischer Neuroblasten, deren Fasern zum Theil in eine Intermediärschicht, zum Theil direct in die ventralen Wurzelbündel eintreten. Der Randschleier ist von sehr dichtem Gefüge, trüb und undurchsichtig mit Andeutungen einer radiären Streifung.

Digitized by Google

Forelle. Wer sich rasch eine überzeugende Anschauung von Neuroblasten und von ihren Beziehungen zu abgehenden Nervenfasern verschaffen will, der wird am besten dünne Durchschnitte von Forellenembryonen von ca. 10 mm Länge benutzen. Ich beschränke mich auf die Beschreibung des Rückenmarkes, bemerke aber, dass das verlängerte Mark zum Theil noch vorzüglichere Anschauungen gewährt als jenes. Hier liegen in der That die Verhältnisse in der wünschbar grössten Deutlichkeit vor Augen. Ich gebe als Beispiel in Fig. 31 den Durchschnitt durch das Rückenmark eines Forellenembryo von der angegebenen Länge. Der Centralkanal ist in seiner dorsalen Hälfte bereits geschlossen. Die Spongioblasten bilden um denselben herum eine Art von Strahlenkranz in zwei- bis dreifacher Reihenfolge der Elemente. Die Form der Zellen ist eine gestreckte und auch ihre Kerne sind in die Länge gezogen. Von ähnlich geformten Neuroblasten sind sie dadurch zu unterscheiden, dass sie nach beiden Seiten hin sich verlängern, bezw. dadurch, dass sie mit der inneren Grenzhaut verbunden sind. Weniger deutlich und jedenfalls weniger zahlreich sind die äusseren Spongioblasten, die hinter der Menge von Neuroblasten ganz zurücktreten. Der Randschleier zeigt Andeutungen einer radiären Streifung, ist im Uebrigen von feinen Fadennetzen durchzogen und enthält schon zahlreiche Längsbündel. Ein System von Bogenfasern grenzt denselben gegen den zellenhaltigen Theil des Querschnitts, die Anlage der grauen Substanz ab.

Die Hauptmasse des Querschnitts bilden gedrängt liegende Schaaren von Neuroblasten, in verschiedenen Grössen und in verschiedenen Graden der Ausbildung. In den inneren Abschnitten und besonders in der ventralen Ecke der Seitenwand finden sich schlanke Formen mit länglichen Kernen und in der äussersten Lage, der eigentlichen Mantelschicht, vollere Formen mit rundlich ovalem Kern. Jene zeigen noch dunkle chromatinreiche Kerne, bei diesen ist der Kern blass und von dem gleichfalls blasskörnigen Protoplasma nur wenig unterschieden. Eine grosse Anzahl der Neuroblasten zeigt jene auffälligen Charaktere, die ich früher für die menschlichen Uebergangszellen beschrieben habe: Der Kern spitzt sich zu und erscheint in den intensiv gefärbten Ansatzkegel der Faser vorgeschoben (Fig. 32). Da, wo diese Stufe ausgeprägt ist, da gewähren die Querschnitte dadurch, dass ein grosser Theil der Zellen in eine dunkle Spitze ausläuft, schon bei schwacher Vergrösserung ein sehr auffallendes Bild.

Die Fasern, welche von den Neuroblasten ausgehen, treten zum Theil direct in Wurzelbündel über. Allein auch diejenigen Fasern, für welche dies nicht nachweisbar ist, convergiren gegen die Ecke hin, an welcher die Wurzelbündel die graue Substanz verlassen. Vordere Neuroblastenfortsätze treten in mehr oder minder frontaler Richtung lateralwärts, die hinteren

Digitized by Google

dagegen in sagittaler oder schräger Richtung ventralwärts. Im Bereich der betreffenden Ecke kommt es zu Faserdurchkreuzungen und zur Bildung einer intermediären Schicht. Ein Theil der hier sich durchkreuzenden Fasern mag noch auf Umwegen den austretenden Wurzelbündeln sich beigesellen, andere treten in die ventrale Commissur ein und noch andere scheinen in Längsstränge umzubiegen.

Vereinzelt liegende Neuroblasten finden sich inmitten der weissen Substanz, zum Theil sogar dicht unter der Aussenfläche des Markes, ihre Ausläufer sind nach einwärts gerichtet. Besonders auffällige Bildungen sind die Riesenzellen, welche in doppelter Reihe die dorsale Nahtlinie des Rückenmarkes einsäumen. Auch diese, durch ihren Protoplasmareichthum alle anderen Neuroblasten weit übertreffenden Elemente besitzen die charakteristische Birnenform. Der Kern liegt an dem medialwärts gekehrten stumpfen Ende und er ist ringsherum von einem Protoplasmasaume umfasst. Er enthält einen sehr grossen Kernkörper, sonstige Structuren treten an meinen Schnitten nicht deutlich hervor. Aus dem sich zuspitzenden lateralen Ende der Zellen entspringt eine dicke Faser, die eine Strecke weit unter der Oberfläche entlang verfolgbar ist, dann aber zwischen den übrigen Fasern der Gegend sich verliert (Fig. 31).

Selachier. Ich komme nun zu der Neuroblastenfrage bei den Selachiern. Bei diesen hatte bekanntlich Balfour seine Studien über Nervenentwickelung begonnen, und die Beobachtungen über die Constitution der vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven hatte ihn zu der Vorstellung geführt, dass die Nerven aus Längsreihen von Zellen hervorgehen. Die Zellen selber leitete Balfour aus dem Rückenmark ab, ihre Leiber sollten weiterhin zu den Fasern werden und ihre Kerne allmählich auseinanderrücken. Das Bild vorderer Wurzeln von Rückenmarksnerven ist in der That so, wie es Balfour beschreibt und abbildet: lange Reihen von Zellkernen bezeichnen den Weg neu entstandener Stämme, und besonders dicht pflegen die Kerne gerade in der Nähe von deren Abgangsstelle zu liegen. Nun wird kein klar denkender Forscher annehmen, dass bei den Haifischen der Weg der Nervenbildung ein principiell anderer sein könne, als bei anderen Wirbelthieren. Wenn sich für höher stehende Wirbelthiere, sowie für Amphibien und Knochenfische der Nachweis liefern lässt, dass die motorischen Nervenfasern als fadenförmige Auswüchse bestimmter Rückenmarkszellen entstehen, so muss dieser Satz auch für Haie und Rochen seine Gültigkeit haben. In einer meiner letzten Arbeiten habe ich den directen Nachweis geführt, dass in der That dem also ist, ich habe an Haifischembryonen Fortsätze von Rückenmarkszellen beobachtet, beschrieben und abgebildet, welche als dünne Fäden in die vorderen Wurzeln eintreten und die als eigentliche Wurzelfasern nach ihrem Austritte aus dem Marke von

Digitized by Google

einer Scheide von Bindegewebszellen eingefasst werden.[1] Das Vorhandensein dieser Scheiden einerseits, die Sparsamkeit und schräge Stellung der Wurzelfasern andererseits gestalten die Haifischembryonen zu einem für derartige Beobachtungen wenig günstigen Material, und so ist es verständlich, wenn Balfour bei seinen ersten Untersuchungen den richtigen Sachverhalt übersehen hat. Bekanntlich hat er indessen auch später, als über die Nervenbildung bei höheren Thieren keine Unklarheiten mehr obwalteten, seine Vorstellung festgehalten und dieselbe als eine für alle Nervenbildung massgebende erachtet.

Im Laufe des verflossenen Jahres ist die Bildung vorderer Wurzeln bei Selachiern von verschiedenen Forschern besprochen worden. Zunächst, wenn auch nur nebenher in einer Note, von Dohrn.[2] Dieser Beobachter sagt, dass er „Balfour und seinen Nachfolgern nicht Recht geben kann, welche ohne Weiteres die spindelförmigen Zellen, welche frühzeitig den hervorwachsenden ventralen Nerven sich an- und umlagern, für Nervenzellen halten.“ Dohrn hält diese Zellen mit mir und mit Anderen für Mesodermelemente. Dagegen treten nach ihm bei verschiedenen Selachiern unzweifelhafte Zellen aus dem Medullarrohr in die vorderen Wurzeln über, Zellen, deren Bedeutung er unbestimmt lässt.

Kastschenko[3] in seiner vorläufigen Mittheilung zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos lässt, gleich mir, die Nervenfasern als Fortsätze von Zellen entstehen. Er beruft sich speciell auf den N. trochlearis, welcher bei Selachierembryonen Anfangs keine Bindegewebshülle besitzt und aus drei parallel gehenden, kernlosen Fäden besteht, die vom Gehirn bis zum Muskel verfolgt werden können.

Van Wijhe[4] stellt sich in einer kurzen Bemerkung auf Seite Balfour's, und in einer soeben erschienenen Arbeit nimmt auch Beard dessen Partei.[5] Dieser Autor schlägt einen eigenthümlichen Ton an: er hat den Austritt motorischer Fasern aus Rückenmarkszellen und deren Umlagerung mit Bindegewebszellen niemals zu sehen vermocht, und so behauptet er ohne Weiteres, dass meine Angaben und meine Zeichnungen einer thatsächlichen Unterlage entbehren. Gegenüber einer Kampfweise, welche die Wahrheitsliebe des Gegners verdächtigt, giebt es keine wissenschaftliche Polemik, und ich wende mich demnach direct zur Darstellung meiner erneuten Untersuchungen über die Markentwickelung und das Auftreten der motorischen Nervenfasern bei Selachiern. Das Material bilden Pristiurus-

---

[1] Nr. 4, S. 393.
[2] Nr. 15, S. 291.
[3] Nr. 16, S. 465.
[4] Nr. 17, S. 76.
[5] Nr. 18, S. 192 f.

Digitized by Google

embryonen, die der Mehrzahl nach in Sublimatlösung fixirt, in Alkohol von 70 Proc. aufbewahrt, mit Haematoxylin und Eosin gefärbt worden sind.

Behufs einer ersten Orientirung beginne ich mit einer Stufe, die in der Entwickelung schon etwas vorgeschritten ist: Querschnitte durch das Rückenmark eines Pristiurusembryo von ca. $2^1/_2$ cm Länge zeigen die Gliederung in eine zellenhaltige und eine im Allgemeinen zellenfreie Schicht (Fig. 33). Eine doppelt contourirte M. limitans bildet den inneren Abschluss der Zellenschicht, in sie treten zahlreiche radiäre Stützfasern ein, von denen die einen schon in geringer, andere erst in grösserer Entfernung mit kernhaltigen Spongioblastenleibern zusammenhängen. Aehnliche Radiärfasern durchsetzen auch die tieferen Abschnitte der Zellenschicht und sie treffen hier auf äussere Lagen von Spongioblasten. Durch quere Seitenäste wird das System dieser Theile zu einem losen Maschenwerk verbunden, in dessen Zwischenräume die Neuroblasten sich einlagern. Die äusseren Radiärfasern zertheilen sich weiterhin und gehen jenseits vom Kernbezirk in ein sehr zierliches Netzwerk von feinen, unter sich zusammenhängenden Bälkchen, den Randschleier über, welches die Seitenfläche des Markes von aussen her umkleidet.

Die in den Maschen des inneren Gerüstes liegenden Neuroblasten zeigen die bekannte Birnform, ihre Ausläufer wenden sich im Allgemeinen nach auswärts, einige direct, andere in schräger Richtung, daneben finden sich auch solche Fasern, welche ventral- oder dorsalwärts verlaufen. Die verschiedenen Fasern treten zunächst in eine das Vorderhorngebiet umgreifende streifige und eigenthümlich trübe Intermediärschicht ein. Sie besteht der Hauptsache nach aus Fasern, von denen einige im Bogen, andere schräg verlaufen, und die sich mannigfach durchkreuzen und verfilzen. Dazwischen liegen einzelne Neuroblastzellen eingebettet, und ausserdem wird die Schicht von den Aesten der Radiärfasern durchsetzt, welche in den Randschleier übergehen. Nach auswärts läuft die Intermediärschicht in Zacken aus, welche, soweit es sich nicht um Gerüstbestandtheile handelt, aus Gruppen von austretenden Fasern bestehen. Bemerkenswerth ist das vereinzelte Vorkommen von Neuroblasten im Randschleier; deren Ausläufer finde ich nach einwärts, d. h. der Intermediärschicht zugekehrt.

Die an Querschnitten erhaltenen Bilder werden durch solche von Frontalschnitten ergänzt, und zwar habe ich besonders instructive Anschauungen an etwas unsymmetrisch geführten Schnitten gewonnen, bei denen nach einer Seite hin die vorderen Wurzeln auf grössere Strecken in den Schnitt gebracht sind. Nach einem solchen Schnitte ist Fig. 34 gezeichnet. Die Wurzelbündel treten in grösseren Abständen (von ca. 0·25 mm) aus dem Rückenmark hervor. Jedes Bündel bezieht seine Fasern aus einem entsprechend breiten Bezirk des Rückenmarks. Die Sammlung

Digitized by Google

derselben erfolgt zum Theil noch innerhalb des Markes, zum Theil erst in der Leibeswand. Es treten je zwei Hauptbündel convergirend aus der Markfläche hervor, die sich jenseits von der M. limitans meningea, innerhalb der Körperwand zu einem gemeinsamen Stämmchen vereinigen. Jedes der beiden Bündel setzt sich wieder aus kleinen Faserbüschelchen zusammen, welche, von verschiedenen Stellen herkommend, schon innerhalb des Markes weit ausgebreitete Fächer bilden. Diese Faserbüschel durchsetzen zunächst den durch seine Längsfaserung charakterisirten Vorderstrang und verlieren sich meistens noch diesseits der eigentlichen Neuroblastenlager in der Intermediärschicht. Nach letzterer Schicht gelangt von der anderen Seite her auch die Mehrzahl der Neuroblastenfasern. Die Neuroblasten zeigen sich bei dieser Ansicht grossentheils in sehr deutlicher Weise als birnförmige, mit je einem Fortsatz versehene Zellen. Die Intermediärschicht zeigt einen grossen Reichthum an radiär gestellten Fasern, an die sich rundliche, dreieckige, oder sonstwie gestaltete kleine Felder anschliessen. Aus dem Befund an Querschnitten ergiebt sich, dass diese Felder von Neuroblasten herstammende Fasern und Faserbüschel sind, die hier eine Strecke weit der Fläche nach verlaufen, bevor sie anderswohin sich wenden. Die Radiärfasern gehören zum Theil dem Stützgerüst an, zum Theil sind es Fortsätze der Neuroblasten.

Die Wurzelfasern, soweit sie im Mark verlaufen und zwischen diesem und der Aussenwand sich ausspannen, haben den Charakter von feinen kernlosen Fäden, meist sind sie etwas wellig gebogen, was möglicherweise Folge der Praeparation ist. Denselben Charakter kernloser Fäden behalten die Wurzelfasern auch nach ihrem Eintritt in die Leibeswand; innerhalb des Stämmchens sind sie lose zusammengeordnet und von zahlreichen Bindegewebszellen begleitet. Diese liegen zum Theil in Reihen, grossentheils aber in regellosen Gruppen um die Nervenstämmchen herum. Ein besonders dichtes Nest derselben findet sich constant in dem Winkel an der Verbindungsstelle der beiden den Stamm der motorischen Wurzel zusammensetzenden Hauptbündel. Die Zellen sind spindelförmig oder mit mehreren, meistens drei, Ausläufern versehen und sie differiren nicht von den übrigen Bindegewebszellen der Umgebung.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen, so zeigt zu der Zeit das Mark eine reiche Entwickelung von Neuroblasten. Im Vorderhorngebiet gehen deren Fortsätze, der Mehrzahl nach, nach auswärts; nur ein kleiner Theil derselben gelangt unmittelbar zur Oberfläche, die meisten treten zunächst in die Intermediärschicht ein. Aus eben dieser Schicht kommen aber auf der anderen Seite Faserbüschel, welche direct in die vorderen Wurzeln sich verfolgen lassen. Von den Büscheln, welche zu einem Stämmchen sich vereinigen, verfolgen nur die in der Verlängerung des letzteren liegenden eine

Digitized by Google

annähernd gestreckte Bahn, die übrigen beschreiben mehr oder minder gebrochene Linien, um so mehr, je weiter sie von der Axe des Stämmchens sich entfernen; zeitweise können sie longitudinal verlaufen, und zwar kommt letzteres Verhalten sowohl innerhalb als ausserhalb des Markes vor. Hinsichtlich des Verhaltens der Neuro- und Spongioblasten, desjenigen des Myelospongiums und der Zusammensetzung der Wurzelbündel bietet das Haifischmark dieser Stufe keine Abweichungen von anderen Wirbelthieren, und nur die Intermediärschicht erscheint als eine Bildung von nicht allgemeinem Vorkommen.

Es ist anzunehmen, dass die eben beschriebene Anordnung der aus dem Mark hervorgehenden Wurzelbündel schon frühzeitig angelegt wird, und dass sie daher auf jüngeren Stufen gleichfalls nachweisbar ist. An einem Pristiurusembryo von ca. 8 ^{mm} Länge (Stadium *K*) habe ich eine Controllprüfung auf dem Wege der Zählung vorgenommen. Aus der tadellosen Reihe von 10 μ dicken Querschnitten habe ich zwei Objectträger mit zusammen 168 durch den Rumpf gehenden Schnitten auf das Vorhandensein motorischer Wurzeln abgezählt. Für die linke Seite des Embryo ergab sich nachstehende Reihenfolge der mit Wurzeln versehen (*W*) und der die wurzelfreien Zwischenräume einnehmenden Schnitte (*Z*):

	I.[1]			II.			III.			IV.	
W	2	—	*Z*	—	12	*W*	3	—	*W*	2	—
Z	—	15	*W*	2	—	*Z*	—	2	*Z*	—	1
W	3	—	*Z*	—	1	*W*	1	—	*W*	2	—
Z	—	1	*W*	3	—	*Z*	—	12	*Z*	—	15
W	3	—	*Z*	—	14	*W*	2	—	*W*	1	—
Z	—	15	*W*	2	—	*Z*	—	1	*Z*	—	2
W	2	—	*Z*	—	1	*W*	2	—	*W*	2	—
Z	—	1	*W*	3	—	*Z*	—	15	*Z*	—	12
W	1	—	*Z*	—	12						

Innerhalb der gegebenen Länge von 1·68 ^{mm} sind danach 17 Wurzelbündel vorhanden, und jedes Bündel erscheint in zwei oder drei auf einander folgenden Schnitten; sehr schwache Bündel sind auf einen einzigen Schnitt beschränkt. Die Zahl der Schnitte, welche Wurzeln getroffen haben, beträgt 36, oder ein Fünftel der Gesammtzahl. Die Tabelle zeigt ferner, dass lange, wurzelfreie Zwischenräume von 12—15 Schnitten mit kurzen von 1—2 Schnitten abwechseln. Die Wurzelbündel sind somit paarweise angeordnet, es treten je zwei zu einem gemeinsamen Stamm gehörige

[1] Die vier Colonnen schliessen sich, den römischen Ziffern entsprechend, an einander an, II ist die Fortsetzung von I u. s. f.



Wurzelbündel nahe bei einander aus dem Rückenmark hervor, und ein solches Doppelbündel, eine Gesammtbreite von 40—70 μ einnehmend, ist vom nächstfolgenden Bündel durch einen Zwischenraum von 120—150 μ geschieden. Auf der vorgerückteren Stufe, von der oben die Rede war, betrug der gegenseitige Abstand zweier sich folgender Wurzelstämmchen ungefähr $^1/_4$ ^{mm}. Mit zunehmendem Wachsthum des Rückenmarks werden die gegenseitigen Abstände der Wurzelbündel absolut grösser. Damit steht in völliger Uebereinstimmung das Zählungsergebniss an mehr caudalwärts liegenden Strecken desselben Embryo, nach dessen Rumpfdurchschnitt obige Tabelle entworfen ist. In dem durch Anlagerung des Eingeweiderohres an die Bauchwand sich charakterisirenden Becken- und im Schwanztheile dieses Embryo sind die Stämmchen noch unentwickelt, sie sind kürzer und dünner als weiter vorn, noch nicht mit beiden Bündeln angelegt und sie stehen in geringeren Abständen von einander. Als Beispiel gebe ich eine Reihe von 35 Schnitten in der Folge von vorn nach hinten:

W	2	—
Z	—	10
W	1	—
Z	—	10
W	1	—
Z	—	10
W	1	—

Hier kommen, wenn man die erste Wurzel nicht rechnet, auf 33 Schnitte nur drei mit getroffenen Wurzeln, d. h. es enthält von 11 Schnitten nur einer eine getroffene Wurzel.

Mit voller Sicherheit lässt sich durch eine planmässige Verfolgung von Schnittreihen der schräge Verlauf von einem grossen Theil der austretenden Wurzelbündel darthun. Da, wo zwei oder drei Schnitte dasselbe Wurzelbündel treffen, sind die Bilder, die sie gewähren, unter sich ungleich. Es finden sich 1. Schnitte, an welchen ein kurzer, meistens etwas zugespitzter Stumpf dem Rückenmark verbunden erscheint, 2. solche, in denen der mit dem Rückenmark zusammenhängende Stamm auf eine gewisse Länge bis über die Theilung in Ramus dorsalis und R. ventralis hinaus getroffen ist, und 3. Schnitte, in denen der Stamm dicht am Rückenmark abgeschnitten aufhört, ohne mit diesem sich zu verbinden. Die Bilder der ersten Art sind stets Randbilder, d. h. sie finden sich an den äussersten, das Wurzelbündel treffenden Schnitten; es folgen sich somit die Schnittbilder 1 und 2 oder 1, 2 und 3, oder es kann endlich die Reihenfolge 1, 2, 1 vorhanden sein. Ersteres Verhalten weist auf eine schräge Stellung des Wurzelbündels hin, das letztere auf ein fächerförmiges Zusammenlaufen seiner Ursprungs-

Digitized by Google

fasern. Was von dem schrägen Verlauf der austretenden Wurzelbündel gilt, das muss unter der Voraussetzung bereits vorhandener intramedullarer Fasern von diesen in noch erhöhterem Maasse gelten. Soviel steht jedenfalls fest, beim Durchsuchen von Schnittreihen auf Wurzelursprünge müssen wir erwarten, den directen Zusammenhang der Wurzelfasern mit ihren Ursprungszellen nur vereinzelt vorzufinden. In der relativ kleinen Zahl von Schnitten, welche überhaupt Faseraustritte aus dem Mark enthalten, werden die in der Richtung ihres Verlaufes getroffenen Fasern eine Minderzahl bilden. Die jüngsten Stufen der Faserbildung erweisen sich für die bezüglichen Beobachtungen am günstigsten; auf vorgerückteren Stufen hat man sich im Allgemeinen mit dem Nachweis zu begnügen, dass die Wurzelfasern aus der Intermediärschicht hervortreten.

Nach obigen orientirenden Voruntersuchungen wende ich mich zur schrittweisen Verfolgung der Markentwickelung, und ich beginne mit einer frühen Stufe, wo die Markplatte noch nicht zum Rohr geschlossen ist und der Embryo noch Schleifenform besitzt (Länge des Embryo $1 \cdot 75^{mm}$, Stufe *C* von Balfour). Zu der Zeit hat die Platte das Gefüge eines Cylinderepithels (Fig. 35). Die Mehrzahl ihrer Zellen sind von gestreckter Form und als Regel gilt, dass eine jede derselben mit ihren Enden, sowohl die innere als die äussere Oberfläche der Platte erreicht. Die Zellen enthalten grosse Dotterkörner, die bis zu 2 μ im Durchmesser besitzen. Die Kerne bilden im Allgemeinen zwei verschränkt in einander greifende Reihen, indem sie abwechselnd etwas mehr nach innen als nach aussen hervortreten. Sie sind sehr chromatinreich und nehmen eine fast gleichmässige Färbung an, gute Linsen zeigen indessen in ihrem Innern eine netzförmige Zeichnung und grosse Kernkörper. Der Gruppirung der Kerne in zwei Reihen entspricht auch die alternirend stärkere Entwickelung bald des Innen-, bald des Aussentheils der Zellenleiber. Eine M. limitans existirt weder an der inneren, noch an der äusseren Oberfläche der Markplatte, die einzelnen Zellen endigen getrennt von einander.

In gewissen unregelmässigen Abständen liegen zwischen den Epithelzellen grosse kugelige oder ovale Elemente, die Keimzellen. Auch sie enthalten Dotterkörner, und ihre Kerne zeigen verschiedene Stufen von Mitosen mit feinen Chromatinschleifen. Die Keimzellen pflegen der Innenfläche der Markplatte anzuliegen, von den benachbarten Epithelzellen werden sie zum grossen Theil umgriffen, ohne indessen durchweg von der Oberfläche abgedrängt zu sein.

Unmittelbar nach Schluss des Markrohres (Länge des untersuchten Embryo $2 \cdot 5^{mm}$, Balfour's Stufe *G*) ist der Charakter der Durchschnittsbilder nur wenig verändert (Fig. 36). Die Epithelzellen sind etwas mehr gestreckt, ihre Kerne etwas schlanker und deren Reihen sind im Allgemeinen

Digitized by Google

weiter auseinander gerückt und minder regelmässig angeordnet als zuvor. Auch jetzt enthalten die Epithelzellen noch Dotterkörner und sie laufen nach beiden Seiten hin frei aus, ohne verbindende Grenzhaut. Das Verhalten der Keimzellen ist dasselbe geblieben.

Die mitgetheilten Beobachtungen zeigen, dass gleich wie bei höheren Wirbelthieren, so auch bei den Haifischen von früh ab zwei verschiedene Formen von Elementen in der Markplatte enthalten sind: die Epithelzellen und die Keimzellen, jene als Ausgangsgebilde der Spongioblasten, die Keimzellen als Bildungselemente der Neuroblasten. In einer nun folgenden Periode schwinden ziemlich rasch die in den Zellen des Markrohres enthaltenen Dotterkörner und zugleich leiten sich die Processe ein, welche zur Bildung des Markrohres und der ersten Nervenzellen führen. Die frühesten auf diese beiden Processe bezüglichen Anschauungen entnehme ich der Schnittreihe eines Pristiurusembryo von $4^1/_2$ mm Gesammtlänge (Stadium *G* oder *H* von Bafour).[1] Das Praeparat, aus meinen älteren Vorräthen stammend, scheint in Chromsäure oder chromsaurem Kali gehärtet zu sein, da die inneren Kernzeichnungen daran undeutlich sind, die Schnittdicke der Reihe beträgt 5, zum Theil auch nur $2^1/_2$ μ.

Das epitheliale Gefüge des Markrohres ist noch deutlich vorhanden, an der inneren Oberfläche treten die Zellengrenzen noch ausgeprägter zu Tage als aussen (Fig. 37). Die einen Zellen sind nach einwärts, die anderen nach aussen zu verbreitert, und die ersteren gewähren in Betreff ihrer Constitution besonders klare Anschauungen. Der Zellenleib scheidet sich in eine durch Farbstoffe leicht imprägnirbare trübe, und in eine durchsichtige helle Substanz. Die trübe Substanz ist um den Kern herum angehäuft, von da aus erstreckt sie sich in den aufgetriebenen Zellenabschnitt als ein verzweigtes feines Fadennetz, im schmalen Zellenabschnitt bildet sie dagegen einen, anscheinend gleichfalls aus Fäden zusammengesetzten Strang, welcher an seinem freien Ende in getrennte Zweige auseinander weicht. Das Bild einer solchen Epithelzelle erinnert in mancher Hinsicht an dasjenige einer Schleimzelle, bei welcher ja der Schleimtropfen als helle Substanz auch von einem Protoplasmanetz umfasst zu werden pflegt. Die Uebereinstimmung besteht ferner darin, dass sich die Fäden der epithelialen Markzelle vorzugsweise, oder vielleicht ausschliesslich an der Oberfläche der durchsichtigen Masse ausbreiten.

[1] Der genaue Anschluss an die sonst so erwünschte Stadieneintheilung von Balfour wird dadurch etwas erschwert, dass dieser Autor keine Maassangaben macht, weder in Betreff der gezeichneten Embryonen, noch in Betreff der angewandten Vergrösserungen. Nach Balfour fällt die Bildung des N. trigeminus in das Stadium *G*, die der übrigen Kopfnerven in das Stadium *H* und die der Rumpfnerven in das Stadium *J*. Nr. 19, S. 191 u. 156.


Digitized by Google

Die eben beschriebene intracellulär auftretende Fadensubstanz ist das Bildungsmaterial der Spongiosabalken und der Grenzhäute. Die zu einem Strang verbundenen Aussenstücke der Substanz besitzen schon jetzt den Charakter von Radiärfasern und ihre terminale Ausbreitung entspricht dem Verhalten, wie wir es auf späteren Stufen an den Gerüstbalken wiederfinden. Innen bilden die Fäden noch eine Art von hohlem Korbgeflecht, und damit hieraus eine in der verlängerten Kernaxe verlaufende Radiärfaser entstehe, bedarf es einer Vereinigung der getrennten Fäden zu einem gemeinsamen Strang. Als Anlage der inneren Grenzhaut ist jenes terminale Protoplasmanetz anzusehen, welches die Zellen an ihrer freien inneren Oberfläche bekleidet; der Randschleier geht aus der äusseren Ausbreitung der Fadensubstanz hervor. Innere Grenzhaut und Randschleier sind ursprünglich intracellulär angelegte Bildungen, deren einzelne Stücke beim Verschwinden der Zellengrenzen der Fläche nach unter einander zusammentreffen. Wenn wir späterhin finden, dass sowohl die Säulenschicht als der Randschleier von Spongioblastenkernen frei sind, so erklärt sich dies Verhalten in sehr einfacher Weise dadurch, dass diese beiden Schichten aus den kernfreien Endabschnitten der ursprünglichen Epithelzellen hervorgegangen sind.

Ich habe die Umbildung der Epithelzellen zu Spongioblasten an dieser Stelle ausführlicher besprochen, weil ich gerade an Haifischembryonen das günstigste Material zu deren Beobachtung vorgefunden habe. Allein ähnliche Bilder, wie die oben beschriebenen sind auch an den Markzellen anderer Wirbelthiere (Kaninchen, Hühnchen, Eidechse) erhältlich. Auch hier sind intracelluläre Fäden erkennbar, zu einer Zeit, wo man die Grenzen der Epithelzellen noch deutlich vor Augen hat. Die Frage nach der Natur der durchsichtigen Substanz und nach deren späteren Schicksalen bedarf einer besonderen Bearbeitung, auf die ich diesmal nicht eintrete. Der nächstliegende Gedanke ist der, dass es sich um eine Art von Schleimstoffproduction handelt, wobei das betreffende Product späterhin zur Seite gedrängt, oder durch Quellung erweicht und verflüssigt wird. Die betreffende Substanz braucht dabei das Mark nicht zu verlassen, sie kann die Zwischenräume des Balkengerüstes erfüllen, soweit diese nicht von Neuroblasten und späterhin von Blutgefässen eingenommen werden. Es ist hier daran zu erinnern, dass der specielle Bearbeiter der centralen Stützgewebe, H. Gierke, eine zeitlebens persistirende ungeformte Grundsubstanz des Centralnervensystems annimmt. Er schildert dieselbe als eine homogene, structurlose, durchaus glashelle und durchsichtige Masse und als eine weiche, aber nicht flüssige Eiweisssubstanz, die beim Absterben des centralen Nervensystems an Consistenz verliert.[1] Mag dem sein, wie ihm will, so ist jedenfalls so

[1] H. Gierke, Nr. 10, S. 460.

Digitized by Google

viel sicher, dass mit der Umbildung der Epithelzellen zu Spongioblasten die Bedingungen für die Ausbreitung der Keimzellen und der aus ihnen hervorgehenden Neuroblasten durchaus andere werden, und dass das für diese Theile verfügbare Spaltensystem in einer ganz neuen Weise sich umgestaltet. Innen bildet sich ein ergiebiges Raumsystem zu deren Aufnahme, aussen wird mit Bildung des Randschleiers ein Abschluss geschaffen, der einen weiteren Durchtritt von Zellen hintanhält.

Bei demselben Embryo, dessen Epithelzellen eben beschrieben worden sind, finden sich, zwischen diese Elemente eingeschoben, rundliche und eiförmige Zellen, welche als Keimzellen oder wohl grossentheils schon als Uebergangszellen anzusprechen sind (Figg. 37—39 *Ue*). Diese Zellen liegen in verschiedenen Tiefen der Markplatte, vorzugsweise aber in der Schicht, welche an den Randschleier anstösst. Bezeichnend für dieselben, gegenüber den Epithelzellen, sind ihre gerundeten Kerne und ihre unregelmässig zerstreute Lagerung. Das Protoplasma pflegt auf einer Seite des Kerns, in der Regel auf der äusseren etwas reichlicher angehäuft zu sein und es ist hier auch stärker tingirbar, als am Gegenpole, daher die Zellen nach dieser einen Seite hin meistens einen dunklen Hof zeigen. Letztere Eigenschaft haben sie mit den Uebergangszellen anderer Wirbelthiere gemein, im Uebrigen ist ihre Form noch keine feste. Einige sind am protoplasmareichen dunkleren Ende etwas verjüngt, für andere gilt gerade das Umgekehrte, ihr dunkleres Ende ist das breitere.

Neben diesen Zellen, deren Beziehung zur Nervenbildung nur mittelbar zu erschliessen ist, finden sich, wenn auch erst in geringen Mengen, ganz unzweifelhafte Neuroblasten, d. h. Zellen von Birnenform, welche nach der einen Seite hin in eine Faser auslaufen. Diese Zellen (Figg. 38 und 39) treten in der vorderen Markhälfte auf, hier finde ich sie theils vereinzelt zwischen den anderen Elementen liegend, theils, zu kleineren Gruppen vereint, an der ventralen Kante des Rückenmarks. An letzterer Stelle durchbrechen ihre Spitzen die Markfläche und einzelne Zellen überragen die letztere vollständig oder doch mit einem Theil ihrer Länge. Zu der Zeit liegen die Muskelplatten der Urwirbel oder die Myotome dem Rückenmark beinahe unmittelbar an, sie bestehen aus niedrigen, nach Art eines cubischen Epithels aneinander gereihten Zellen. Die Neuroblastenfortsätze sieht man in die betreffende Zellenschicht unmittelbar eintreten und zwischen deren Elementen sich verlieren. Wir haben in solchen Bildern die motorischen Nerven *in statu nascenti* vor uns und entnehmen daraus die wichtige Thatsache, dass die ersten aus dem Rückenmark hervorbrechenden motorischen Fasern auf kürzestem Wege ihr Endgebiet erreichen.

Auf der eben besprochenen Stufe ist die Zahl der das Rückenmark umgebenden Bindegewebszellen noch eine sehr geringe; immerhin sind

Digitized by Google

(Fig. 39) deren einzelne vorhanden, welche sich theils dorsal-, theils ventralwärts von der motorischen Wurzel in die vorhandenen Gewebsspalten einlagern. Die nächstfolgenden von mir untersuchten Stufen, Embryonen von $5^1/_2$ und 6 mm Körperlänge, zeigen in der Hinsicht einen etwas grösseren Reichthum (Fig. 40 und 41) und zwar liegen die Zellen zum Theil frei im Gewebe herum, zum Theil haben sie sich den Wurzelstämmchen als Scheide zugesellt. Die Ausläufer der Bindegewebszellen erscheinen in der Zeit vielfach als ziemlich breite, abgerundet auslaufende Streifen. Constant findet sich eine kleine Gruppe von Zellen dorsalwärts von den austretenden motorischen Wurzeln, und auf nachfolgenden Stufen liegt an dieser Stelle ein longitudinales Blutgefäss, als dessen Vorläufer jene Zellen anzusehen sind (*C* der Figg. 40—44).

Auch bei den Embryonen von $5^1/_2$ und 6 mm sind an der ventralen Kante des Rückenmarks in der Gegend austretender Wurzeln kleine Gruppen von Neuroblasten nachzuweisen, deren Fortsätze, aus dem Mark hervortretend, in den Wurzelstamm eintreten. Mein vorjähriger, von Beard angefochtener Holzschnitt hat dies Verhältniss schon völlig correct wiedergegeben, und in den Figg. 40—42 des diesmaligen Aufsatzes lege ich einige fernere Beispiele vor. Die drei Figg. 40—42 zeigen etwas verschiedene Lagerung der Neuroblasten: bei Fig. 40 sind wenigstens die äussersten Zellen bis dicht an den Rand des Marks herangerückt, und ihre Fortsätze treten ganz direct in den Wurzelstamm ein. Der letztere ist auf grössere Entfernung hin isolirt zu verfolgen, und es zweigt sich von ihm ein zwischen die Myotomzellen eintretender Ramus dorsalis ab. Bemerkenswerth ist dabei die gekreuzte Richtung der Fasern: die dem Ramus dorsalis zustrebenden Fasern kommen von ventralwärts stehenden, die in den Ramus ventralis übergehenden von dorsalwärts gelagerten Zellen. Ausser den fertigen Neuroblasten enthält der Rückenmarksdurchschnitt auch Keimzellen und Uebergangszellen, letztere von eiförmiger Gestalt.

Bei dem in Fig. 41 gezeichneten Schnitte treten die drei Neuroblastenfortsätze getrennt in einen den Wurzelstamm umgebenden dichten Zellencomplex ein, und sie nehmen ihren Weg auf eine kurze Strecke weit durch den Randschleier hindurch. Noch breiter ist die von den Fasern durchlaufene Zwischenzone bei Fig. 42. Der Randschleier spitzt sich hier etwas zu, indem er das austretende Wurzelstämmchen eine Strecke weit begleitet. Letzteres ist auch hier wieder in grösserer Ausdehnung nackt zu verfolgen und tritt weiterhin zwischen Bindegewebszellen ein, von denen die einen longitudinal, die anderen quer zu dessen Verlaufsrichtung gestellt sind. Aehnliche Verhältnisse zeigt der in Fig. 43 abgebildete Schnitt, welcher von einem 8 mm langen Pristiurusembryo stammt. Auch hier ist der Uebergang von Neuroblastenfasern durch den Randschleier hindurch in den Wurzel-

Digitized by Google

stamm hinein zu verfolgen, und letzterer wird von unregelmässig gelagerten Bindegewebszellen umgeben. Von einem noch älteren, ca. 14 mm langen Embryo stammt der Schnitt, welchen Fig. 44 wiedergiebt. Hier ist der Randschleier nicht unerheblich breiter als zuvor und an seiner Innenseite sitzt eine zellenhaltige Intermediärschicht. Das Mark enthält bereits reichliche reife Neuroblasten, welche sich von den unfertigen Zellen und von den Spongioblasten durch ihre grossen blassen Kerne auf den ersten Blick unterscheiden. Sie sammeln sich zu einer besonderen Mantelschicht und ihre Fortsätze treten mit mehr oder minder schrägem Verlauf in die Intermediärschicht ein. Das in diesem Schnitte sichtbare Wurzelstämmchen ist auf eine lange Strecke frei liegend, nur an einigen Stellen von Bindegewebszellen überlagert. An seiner Austrittsstelle aus dem Mark treffen verschiedene Faserbüschel convergirend zusammen. Einige derselben stammen direct aus der Intermediärschicht und sind durch den Randschleier hindurch nach ihr zurück zu verfolgen; andere kommen aus höher oder tiefer liegenden Gebieten und man sieht dieselben schon in den äusseren Zonen des Randschleiers mit Durchschnittsflächen endigen.

In der zuletzt betrachteten Zeichnung, gleichwie in einigen früheren, ist ein Verhältniss erkennbar, das sehr häufig wiederkehrt. Zwischen dem Rückenmark und dem kernhaltigen Abschnitte des motorischen Stammes ist, auf eine kurze Strecke weit, das aus dem Rückenmark hervorgegangene Wurzelbündel als dünner kernfreier Strang sichtbar. Gegen diese nackte Strecke des Stämmchens pflegt sich der kernhaltige Theil mit einer oft sehr dicken Anschwellung abzusetzen (Fig. 41). Diese Anschwellung scheint es zu sein, welche neuerdings v. Wijhe[1] als eine ganglienartige beschrieben hat. Er giebt an, dass dieselbe viel mehr Nervenfäden nach der Peripherie entsendet, als sie aus dem Rückenmark erhält. Letzteres Verhalten, das man auch aus meiner Fig. 44 erschliessen könnte, findet seine natürliche Erklärung in dem Umstand, dass ein Schnitt, welcher den Stamm seiner Länge nach streift, von den Wurzelbündeln nur einen Theil treffen kann, nur diejenigen, welche aus derselben Höhe des Marks stammen. Die übrigen, die von oben herab oder von unten herauf in den Stamm gelangt sind, fallen nicht in die Schnittfläche.

Die betreffende Anschwellung der Nervenstämme, bald nach ihrem Austritte aus dem Rückenmark, verdankt ihren Ursprung ausschliesslich der Anhäufung von Bindegewebszellen. Diese gruppiren sich in den verschiedensten Richtungen, quer, schräg und longitudinal um das Faserbündel herum. Letzteres ist an allen Schnitten, die dasselbe blosslegen, inmitten der Scheidezellen als ein kernfreier und in der Regel deutlich längsge-

[1] v. Wijhe, Nr. 17, S. 76.

Digitized by Google

streifter Strang von seiner Umgebung scharf gesondert. Schnitte, welche Nervenstämmchen quer treffen, zeigen das kernfreie, axial gelegene Faserbündel von kernhaltigen Zellen oftmals in vollem Kreise umgriffen. So mannigfach überhaupt je nach der Schnittrichtung die Bilder sind, unter welchen die austretenden Wurzeln und Stämme sich darstellen, so lassen sie doch alle nur die eine Deutung zu, dass der extramedulläre Nervenstamm aus zwei Bestandtheilen besteht, einem kernlosen faserigen, der aus dem Marke stammt und einem aus kernhaltigen Zellen bestehenden, dessen Ableitung auf die das Gewebe durchsetzenden Bindegewebszellen zurückführt.

Bilder und Beschreibungen könnten leicht noch mehr gehäuft werden, aber das Mitgetheilte wird, wie ich hoffe, genügen, um einem jeden unbefangenen Beurtheiler die Ueberzeugung beizubringen, dass die Selachier hinsichtlich der Entwickelung ihres Rückenmarks und ihrer motorischen Nerven nicht aus der Reihe der übrigen Wirbelthiere heraustreten, und dass auch bei ihnen die motorischen Wurzelfasern als Fortsätze bestimmter, dem Rückenmark angehöriger Zellen entstehen. Die ersten nervenbildenden Zellen können die Oberfläche des Marks theilweise oder ihrer ganzen Länge nach überschreiten. Dies Verhalten steht für Selachier nicht isolirt da, denn wie oben hervorgehoben worden ist, so können auch beim menschlichen Embryo auf jüngeren Entwickelungsstufen die Spitzen motorischer Nervenkerne den Randschleier durchbrechen und denselben mit einzelnen Zellen eine Strecke weit frei überragen. Es handelt sich hierbei um eine vorübergehende Erscheinung, denn auf späteren Stufen findet man an dem einen, wie am anderen Object den Randschleier um die motorischen Zellengruppen herum wieder geschlossen. Der Schluss geht von den Rändern der Durchbruchsöffnung aus vor sich. Dies ergiebt sich aus der früher beschriebenen Thatsache, dass auf den Stufen von 6—8 ^{mm} Länge der Randschleier dem hervortretenden Wurzelbündel mit Zuschärfung angelagert erscheint.

Die Möglichkeit, dass bei Haifischen einzelne Zellen den Rückenmarksverband bleibend verlassen, ist *a priori* natürlich nicht abzulehnen, und wenn ein so erfahrener Beobachter wie A. Dohrn dafür eintritt, so bedarf dessen Angabe aller Beachtung. Ich besitze meinerseits keine Erfahrungen, welche auf einen bleibenden Uebergang von Nervenzellen in vordere Wurzeln zu beziehen sind. Ich finde die Nervenstämmchen, insoweit dieselben von ihrer Scheide unbekleidet sichtbar sind, von parallelen Rändern eingefasst ohne locale Auftreibungen und ohne Einlagerung von Nervenzellen. Wenn in der That ein bleibender Austritt von Zellen aus dem Rückenmark heraus in die motorischen Wurzeln herein stattfindet, so muss der Nachweis der ausgetretenen Elemente gerade auf vorgerückteren Stufen keine Schwierig-

Digitized by Google

keiten bieten, denn das histologische Verhalten der Nervenzellen ist um so bestimmter ausgeprägt, je entwickelter dieselben sind. Die reifen Nervenzellen der Mantelschicht von echten Bindegewebszellen oder auch von Spongioblasten zu unterscheiden, ist schon bei Embryonen von 9—15 mm Länge nicht mehr schwer, weil jene durch ihren blassen chromatinarmen Kern und ihren feinkörnigen Zellenleib eine ganz besondere Stellung einnehmen. Auf vorgerückteren Stufen der Entwickelung hat meines Wissens bis jetzt kein Beobachter echte Nervenzellen innerhalb einer motorischen Wurzel nachgewiesen.

Nachtrag zu obigem Abschnitte.

Seitdem ich obige Beobachtungen über die Rückenmarksentwickelung bei Haifischen niedergeschrieben und die zugehörigen Zeichnungen entworfen habe, ist ein neuer Aufsatz von A. Dohrn erschienen, welcher die Frage von der Bildung der motorischen Nerven zum besonderen Gegenstande hat.[1] Ich stelle zunächst mit Befriedigung fest, dass, wenn auch Dohrn wiederholt gegen mich polemisirt, seine Beobachtungeu mit den meinigen nirgends in Widerspruch stehen. Unsere beiderseitigen Zeichnungen decken sich zum Theil beinahe vollständig (man vgl. z. B. Dohrn's Fig. 3 mit meiner Fig. 40) und die Differenzen im Text sind nirgends unüberwindlicher Natur. Ich glaube meinerseits ziemlich Alles gesehen zu haben, was Dohrn beschreibt, aber meine eigenen Beobachtungsergebnisse gehen, vielleicht in Folge geeigneterer Färbmethoden, in manchen Punkten über diejenigen von Dohrn hinaus, besonders gilt dies von den Beobachtungen über das intramedulläre Verhalten von Zellen und Fasern.

Dohrn beschreibt die neu entstehenden motorischen Wurzeln als „homogene ungeformte plasmatische Ausflüsse des Medullarrohres". Eine Beziehung einzelner Fasern zu einzelnen Zellen wird in seiner Darstellung nicht ausgesprochen, und wenn ich ihn recht verstehe, so nimmt er an, dass zunächst eine ungesonderte Masse auftritt, innerhalb deren es erst nachträglich zur Scheidung von Fasern kommt. Den Ausdruck „Protoplasmafaden" oder „Protoplasmaausfluss" auf in Bildung begriffene Nervenfasern anzuwenden, halte ich für durchaus zulässig, dagegen muss ich, wie man aus meiner ganzen bisherigen Darstellung entnehmen wird, die Auffassung verwerfen, als ob ein Nervenstamm zu irgend einer Zeit seines Bestehens eine ungesonderte Masse wäre, er setzt sich vielmehr aus einzelnen Fasern zusammen, deren jede als der Fortsatz einer besonderen Zelle entstanden ist. Einen solchen Fortsatz bezeichne ich von früh ab als Axencylinder und ich glaube dazu ein volles Recht zu haben, denn der-

[1] A. Dohrn, Nr. 15, S. 441.

Digitized by Google

selbe entspricht anatomisch eben dem Gebilde, das wir auch an den ausgebildeten Nervenzellen als Axencylinderfortsatz bezeichnen. Von secundärer Bedeutung erscheint dabei die Frage, in welchem Zeitpunkt die innere fibrilläre Structur des jungen Axencylinders auftritt. Die Beobachtungen an den Neuroblasten des Menschen, der Forelle u. a. mehr zeigen übrigens, dass diese Structur innerhalb des Ansatzconus schon ziemlich früh sich anlegt.

Dohrn betont mir gegenüber, dass die Nerven enstehen, bevor weisse Substanz da ist. Bei Erörterung dieser Differenz ist zunächst der Begriff von embryonaler weisser Substanz aufzuklären. Im ausgebildeten Mark besteht die weisse Substanz aus einem Gerüst und aus den von dem Gerüst umschlossenen Nervenfasern. Für das Gerüst der weissen Substanz hat es bis jetzt keine besondere Bezeichnung gegeben und ich habe daher in diesem Aufsatz die Bezeichnung „Randschleier“ dafür vorgeschlagen. Die Bildung desselben geht derjenigen von Faserzügen lange voraus, ja in gewissem Sinne besteht das Gerüst der weissen Substanz von allerfrühester Zeit ab, denn dasselbe ist nichts Anderes, als die umgewandelte Substanz der äusseren Epithelialleiber. Die motorischen Nervenfasern entstehen erst, nachdem ein mehr oder minder ausgebildeter Randschleier vorhanden ist, sie entstehen aber nicht später als die Längsfaserzüge der weissen Substanz. Beschränkt man, wie dies an und für sich ganz gerechtfertigt ist, den Ausdruck weisse Substanz auf das Ganze, auf Gerüst und Fasern zusammengenommen, so hat Dohrn ein Recht zu sagen, die motorischen Nerven seien beim Haifisch früher entstanden, als die weisse Substanz.

Auch das kann ich zugeben, dass meine älteren Beobachtungen vom Jahre 1880 über Nervenentwickelung bei Selachiern nicht auf genügend junge Stufen zurückgegriffen hatten. Diesem Mangel, der im Grunde ein Mangel an Material war, habe ich aber in seitherigen Publicationen abgeholfen[1] und es ist nicht richtig, wenn Dohrn bemerkt, meine späteren Arbeiten enthielten nur eine auf Sagemehl sich berufende Aufrechthaltung früherer Angaben. Auch hätten meine so klaren und eindeutigen Beobachtungen über die Nervenentwickelung bei menschlichen Embryonen in einer vergleichend-embryologischen Arbeit eine ausdrückliche Berücksichtigung wohl beanspruchen dürfen.

Besonders wichtig erscheint es mir, dass Dohrn seine Beobachtungen über den Austritt von Nervenzellen aus dem Rückenmark eingehend mittheilt. Dieselben stimmen, wie ich ersehe, mit den meinigen in den entscheidenden Punkten völlig überein. In sehr zutreffender Weise beschreibt Dohrn, wie die Zellen 'nach der ventralen Kante des Rückenmarks hin

[1] Nr. 4, S. 393.

Digitized by Google

sich zusammendrängen, wie sie sich hier verlängern und verschmälern und wie sodann an dieser Kante einzelne Zellen das Mark zur Hälfte überragen. Dohrn drückt sich dahin aus, dass diese Zellen „in das ausgetretene Plasma der Nervenwurzel“ eintreten.[1] An eben dieser Kante hat Dohrn auch Mitosen von Rückenmarkszellen beobachtet.

Ueber das Schicksal der in motorische Nervenstämme eingetretenen Zellen vermag Dohrn keine weitere Auskunft zu geben, sie sind später nicht mehr als solche aufzufinden. Ich constatire dieses negative Ergebniss und zugleich auch, dass Dohrn den Uebertritt von einzelnen Zellen über die Rückenmarksgrenze hinaus nur in den sehr frühen Perioden erster Nervenbildung aufgefunden hat. Ich habe oben meine Ueberzeugung dahin entwickelt, dass diese Zellen nur vorübergehend die Markoberfläche überschreiten, dass sie später wieder vom Randschleicr umwachsen werden, und ich finde mich nach dem Studium der Dohrn'schen Beobachtungen in dieser meiner Ueberzeugung nur bestärkt. Wäre die Sache anders, so müsste der Vorgang nothwendig zur Bildung motorischer Ganglien führen, welche Dohrn ebenfalls auf das bestimmteste verwirft.

Zusammenfassung der Ergebnisse und Schlussbetrachtungen.

Ich fasse die Ergebnisse meines Aufsatzes in Nachfolgendem nochmals zusammen:

1. Auf sehr frühen Entwickelungsstufen hat die Markplatte den Charakter eines einfach geschichteten Epithels (in dem Sinne von Hensen).[2] Zwischen den inneren Abschnitten der Epithelzellen liegen runde, zum grossen Theil in Karyokinese begriffene Zellen, die Keimzellen.

2. Die Epithelzellen ordnen sich allmählich zu mehrfachen Schichten, in der Weise, dass die kernhaltigen Theile der Zellenleiber sich verschränkt lagern, während die kernfreien Enden nicht aufhören, der einen und der anderen Oberfläche zugekehrt zu sein.

3. Die Epithelzellen wandeln sich durch einen inneren Umbildungsprocess in Spongioblasten und in ein mit diesen verbundenes Markgerüst um. Es scheiden sich innerhalb der einzelnen Zellen eine geformte, fadenförmig sich anordnende und eine durchsichtige weiche Substanz. Erstere wird zum Markgerüst, indem die Bestandtheile benachbarter Zellen unter einander Verbindungen eingehen. An der Innenfläche bildet sich

---

[1] A. a. O. S. 453.

[2] Hensen, Nr. 7, S. 382.

Digitized by Google

aus der geformten Substanz die als Netz sich anlegende innere Grenzhaut. Aussen sammelt sich die Substanz zu einer dickeren Platte, dem Randschleier, der durch eine äussere Grenzhaut noch einen besonderen Abschluss bekommen kann.

4. Im ausgebildeten Zustand sind am Markgerüst eine innere, eine mittlere und eine äussere Abtheilung zu unterscheiden. Erstere, die Säulenschicht, pflegt aus Radiärfasern zu bestehen, welche in der Verlängerung von Spongioblastenleibern liegend, sich an ihrem inneren Ende verbreitern oder zertheilen und in die innere Grenzhaut ausstrahlen. Die mittlere Abtheilung des Markgerüstes, die Kernzone, enthält die kernhaltigen Leiber der Spongioblasten. Diese sind in zwei oder mehr Schichten angeordnet, und jede Zelle entsendet mindestens zwei, häufig aber auch mehr Ausläufer. Auch innerhalb dieser Schicht bilden radiäre Fasern den Hauptbestandtheil, sie können aber ihrerseits durch Quersprossen oder durch schräge Fasern unter einander zusammenhängen. Die äussere Abtheilung des Markgerüstes ist kernlos, radiäre Balkensysteme pflegen auch in ihr zeitlebens erkennbar zu sein, im Uebrigen besteht sie aus einem Netzwerk von feinen, unter sich auf das mannigfachste verbundenen Bälkchen.

Im Ganzen und Grossen zerfällt sonach das Markgerüst in einen grobmaschigen, die Säulenschicht und die Kernzone umfassenden Theil und in den engmaschigen Randschleier.

5. Es liegt kein Grund vor, in dem einmal angelegten Markgerüst eine nachträgliche Vermehrung der Spongioblasten anzunehmen, dagegen wachsen die Bestandtheile des Gerüstes stetig. Der von dem Gerüst eingenommene Raum wird grösser und die einzelnen Maschen, sowohl die der inneren Schichten, als die des Randschleiers, nehmen an Weite zu.

6. Das auf die innere Grenzhaut folgende, von Radiärfasern durchzogene Raumsystem der Säulenschicht bildet die Hauptlagerstätte der Keimzellen. Von der Ausgiebigkeit dieses Raumsystems und von der Menge der gleichzeitig vorhandenen Keimzellen scheint es abzuhängen, ob diese letzteren auch in andere Schichten vordringen. So finden sich z. B. bei jungen Haifischembryonen Zellen vom Charakter von Keimzellen vorübergehend bis an die Grenze des Randschleiers. Von den Epithelzellen unterscheiden sich die Keimzellen von früh ab durch ihre Form und in der Regel auch durch den abweichenden Charakter ihres Zellenprotoplasmas.

7. Aus der Theilung von Keimzellen entstammen die Elemente, welche zu embryonalen Nervenzellen oder Neuroblasten werden. Die betreffenden Zellen strecken sich in die Länge, ihr Protoplasma streckt sich nach der einen Seite hin zu einem anfangs kurzen, dann aber länger werdenden Fortsatz aus, dem Axencylinderfortsatz. Diese Umbildung geht mit Veränderungen in der Vertheilung der Chromatinsubstanzen in Kern und

Digitized by Google

Zellenleib vor sich. Der reife Neuroblastenkern erscheint chromatinärmer als der Kern der Keim- und als derjenige der Uebergangszelle. Vorübergehend kommt es auch zu einer besonderen Anhäufung färbbarer Substanzen in dem auswachsenden Theile des Protoplasmas. Es kann der Kern zeitweise seine Form verändern. Während die Neuroblasten sich ausbilden, entwickelt sich in ihrem Innern eine fibrilläre Structur, welche in dem Ansatzkegel des Axencylinders am deutlichsten hervortritt.

8. Während ihrer Umbildung zu Neuroblasten (oder bei manchen Thieren auch schon vorher) verlassen die Zellen den Ort ihrer Bildung und rücken aus der innersten Markschicht nach aussen bis an die Grenze des Randschleiers. Hier sammeln sie sich zunächst zu einer mehr oder minder selbständig sich abgrenzenden Lage, der Mantelschicht. Die schärfste Abgrenzung dieser Schicht besteht in der Zeit bald nach dem Auftreten der ersten Neuroblasten. Später, mit Zunahme der letzteren, verwischen sich die Grenzen der Mantelschicht.

9. Durch die Auswanderung der zu Neuroblasten werdenden Keimzellen entleert sich allmählich das Raumsystem der Säulenschicht, und die inneren Spongioblasten bekommen eine freiere Lage. Später rücken die getrennten Elemente dichter zusammen und schliessen sich zur sog. Epithelschicht des Centralcanals an einander.

10. Die jungen Neuroblasten besitzen Birnenform, das eine Ende wird von dem ovalen Kern ausgefüllt, das andere setzt sich durch ein konisches Ansatzstück in den Axencylinder fort. Zur Zeit ihrer Entstehung und noch geraume Zeit später besitzen die Neuroblasten keine anderen Ausläufer als den einen Axencylinder.

Von den im Rückenmark entstehenden Neuroblasten sendet ein Theil seine Axcylinder in die vorderen Nervenwurzeln, ein anderer in die vordere Commissur und in die Längsstränge des Markes. Es giebt keine andere Entstehungsweise für vordere Wurzelfasern als die bezeichnete aus Rückenmarksneuroblasten.

11. Die Epithelzellen und das aus diesen hervorgehende Markgerüst sind das primär Vorhandene. Die Nervenzellen und die Nervenfasern entwickeln sich erst später, und deren Lagerung und Ausbreitung wird durch das vorhandene Gerüst beeinflusst. Dem letzteren kommt somit eine Bedeutung für die Organisation des Centralnervensystems zu, welche über diejenige eines mechanischen Stützgerüstes weit hinausgeht. Dies gilt zunächst für die gröbere, aber sicherlich auch für die feinere Vertheilung und Ausbreitung der Nervenzellen und Nervenfasern. Das weitmaschige Raumsystem der Kernzone dient als Lagerstätte der Nervenzellen, es wird zum Ort der grauen Substanzentwickelung. Der Randschleier dagegen, als eine Art von Filter wirkend, gestattet nur den Fasern Durchtritt, und er wird hierdurch

Digitized by Google

zum Lager für die sich bildende weisse Substanz. Bei gewissen Thieren kommt es in frühen Perioden zu einem Hervordringen vereinzelter Nervenfasern in den Randschleier, und diese erscheinen später mitten in die weisse Substanz eingebettet.

12. Die Vorgänge der Gerüst- und der Neuroblastenentwickelung differiren bei den verschiedenen Classen cranioter Wirbelthiere nur in untergeordneten Nebenpunkten. Es bestehen Verschiedenheiten hinsichtlich der Grösse und der Zusammendrängung der Elemente, sowie hinsichtlich des zeitlichen Ineinandergreifens von Gerüst- und Neuroblastenentwickelung. Daraus ergeben sich Unterschiede in der Klarheit, mit welcher sich jeweilen die Verhältnisse bei den einzelnen Thieren überschauen lassen, wie andererseits auch die verschiedenen Altersstufen von Embryonen derselben Species sehr verschieden übersichtliche Bilder gewähren.

Es mag mir gestattet sein, an die eben gegebene Uebersicht meiner Ergebnisse noch einige Betrachtungen allgemein anatomischer Natur anzuschliessen.

Als ein besonders bedeutsames Ergebniss sehe ich die ursprünglich einseitige Entwickelung aller centralen Nervenzellen an. Jeder Neuroblast verlängert sich in einen Axencylinder, welcher von seiner Ursprungszelle aus in einen bestimmten Endbezirk vordringt. Um ein Erhebliches später kommt es zum Hervorsprossen von neuen Fortsätzen, welche sich unter zunehmender Verzweigung in der Umgebung der Zellen ausbreiten. Dendritenfasern oder Dendriten können wir sie im Gegensatz zu den Axenfasern nennen, um nicht jedesmal ein Adjectiv zu ihrer Bezeichnug nöthig zu haben.

Die Zellen der Spinalganglien wachsen in zwei nach entgegengesetzter Richtung verlaufende Axenfasern aus und mit diesem einmaligen Bildungsprocess hat die Aussendung von Zellenausläufern ihr Bewenden. Der kernhaltige Leib dieser Zellen entfernt sich mehr und mehr von dem gemeinsamen Axengebiet der beiden Fasern, und die letzteren gewinnen dadurch den Charakter einer einheitlichen Bildung, die Zelle aber denjenigen eines seitlichen Anhangs der sensibeln Faser.

Zu den Axenfasern gehört Alles, was wir kurzweg Nervenfasern nennen, zunächst also sämmtliche in das peripherische Nervensystem übergehenden Wurzelfasern, sowie alle faserigen Bestandtheile der weissen Substanz von Gehirn und Rückenmark und diejenigen des sympathischen Systems. Für alle diese Fasern handelt es sich darum, die betreffenden Ursprungszellen aufzufinden. Diese Aufgabe können wir im Ganzen und Grossen für die motorischen und für die sensibeln Wurzelfasern als gelöst

betrachten, wogegen für eine Mehrzahl von centralen Faserbahnen die Aussonderung der Ursprungsgebiete noch zu vollziehen ist. Die entwickelungsgeschichtliche Forschung kann an dieser Aufgabe deshalb erfolgreich arbeiten, weil es sich herausstellt, dass die einzelnen Bahnsysteme nicht gleichzeitig entstehen, und dass sie sich von ihrem Ausgangspunkte aus mit einer gewissen Langsamkeit nach entlegenen Orten vorzuschieben pflegen. Nehmen wir als Beispiel einen bestimmten Bezirk, etwa den Querschnitt der Medulla oblongata im Bereich der Rautengrube, so liegen hier Faserbahnen, welche im Querschnitt selbst entspringen, andere die aus geringer, andere die aus grösserer Entfernung herkommen. Zu den Fasern der ersten Art gehören die motorischen Wurzelfasern von Hypoglossus, Vagus und Glossopharyngeus, zu den aus mässiger Entfernung kommenden die im Tractus solitarius vereinigten sensibeln Bahnen von Glossopharyngeus und Vagus, zu den aus weiter Entfernung herbeiziehenden die aus den Grosshirnhemisphären stammenden Pyramidenbahnen. Die motorischen Wurzelfasern von Hypoglossus u. s. w. sind im Markquerschnitte zu einer Zeit sichtbar, wo die übrigen genannten Bahnen noch nicht vorhanden sind. Von den sensiblen Bahnen erscheint der aus geringer Entfernung stammende Tractus solitarius früher, als die aufsteigende Trigeminuswurzel, und zuletzt von allen Faserbahnen treten bekanntlich, nach Flechsig's Entdeckung, die Pyramidenbahnen auf. Die Reihenfolge des Eintritts der Bahnen in den betreffenden Bezirk bedingt aber wieder deren relative Lagerung: Die später erscheinende aufsteigende Trigeminuswurzel liegt weiter nach auswärts, als der Tractus solitarius, und am oberflächlichsten lagern sich die zuletzt erscheinenden Pyramiden.

Die Axenfasern verlaufen ungetheilt nach ihrem Endbezirk, hier angelangt, können sie auch ihrerseits sich baumförmig verästeln, oder sie können ungetheilt aufhören. Verzweigte peripherische Enden zeigen z. B. die motorischen Axencylinder innerhalb der Nervenendhügel der Muskeln, sowie die sensibeln Fasern im epithelialen Endbezirk der Hornhaut und des Rete Malpighi. Mit ungetheilten Enden laufen die sensibeln Fasern der Pacini'schen Körper und der Krause'schen Endkolben aus. Bezeichnend für die Dendritenfasern gegenüber den Axenfasern ist nicht sowohl ihre Theilung überhaupt, als ihre Theilung in kurzem Abstande von der Ursprungszelle.

Durch ihre Axenfaser steht die centrale Nervenzelle mit einem mehr oder minder entlegenen, bestimmt umgrenzten Endbezirk in Verbindung. Vermittelst ihrer Dendritenfasern verbreitet sie sich in mehr diffuser Weise über einen ihre Umgebung bildenden Bezirk. Den letzteren werde ich im Gegensatz zu den Axenbahnen als Zuleitungsbezirk bezeichnen. Be-

Digitized by Google

nachbarte Zellenbezirke greifen in einander über und können sich zu grösseren Gesammtbezirken combiniren.[1]

Eine physiologische Gesammtbahn kann sich aus verschiedenen Axenbahnen zusammensetzen. Die Willensbahn vom Grosshirn zum Muskel enthält als Elemente die Axenbahnen der Pyramidenzellen der Hemisphäre und diejenigen von den motorischen Vorderhornzellen des Rückenmarkes. In den physiologischen Reflexbahnen von der Haut zu Muskeln sind sensible und motorische Axenbahnen mit einander combinirt. Die physiologischen Verknüpfungen verschiedener Axenbahnen geschehen wohl in allen Fällen durch Einschaltung von Zuleitungsbezirken. Zwischen die Axenbahnen der Pyramiden und die der motorischen Wurzeln sind die Zuleitungsbezirke der Vorderhornzellen eingeschoben, und erst durch deren Vermittelung wird die vom Gehirn übertragene Erregung den motorischen Zellen und den von diesen abgehenden Fasern zugeführt. In derselben Weise verknüpfen sich wohl auch die Reflexbahnen dadurch, dass die in das Mark eintretenden sensibeln Fasern in die Zuleitungsbezirke motorischer Zellen gelangen und diese in ihren Wirkungsbereich mit aufnehmen.

Seit Gerlach's Arbeiten geht die herkömmliche Vorstellung dahin, dass die Dendritenfasern motorischer Zellen sich zu terminalen Netzen verbinden, in welche von der anderen Seite her die gleichfalls sich theilenden sensibeln Fasern eintreten. In einem früheren Aufsatze[2] habe ich darauf hingewiesen, dass die Annahme eines freien Auslaufens der Zellenverzweigungen entwickelungsgeschichtlich wahrscheinlicher und physiologisch eben so annehmbar ist, als die Vorstellung netzförmiger Verbindungen. Auch stimmt dieselbe mit den bekannten Bildern Golgi'scher Präparate. Seitdem hat nun A. Forel[3] dieselbe Annahme von einem freien Auslaufen der verzweigten Fortsätze zu begründen gesucht. Ich berühre die Frage nur im Vorbeigehen, denn ich habe dem vor zwei Jahren hierüber Gesagten nichts Wesentliches beizufügen.

Wenn eine physiologische Gesammtbahn, wie z. B. die Bahn vom Grosshirn zu einem Muskel anatomisch unterbrochen erscheint, so liegt die Bedeutung dieses Verhaltens nicht in der Einschaltung einer Zelle als eines angeblichen Actionscentrums, sondern in der Einschaltung eines Lei-

---

[1] Gern hätte ich statt des Wortes „Axenbahn" den Ausdruck „lange Bahn" gebraucht, allein derselbe ist schon anderweitig verwendet. Lange Bahnen im Sinne der Hirnanatomen sind solche, welche aus dem Rückenmark zum Gehirn heraufsteigen (Pyramidenbahn, Kleinhirnseitenstrangbahn und Goll'scher Strang). Kurze Bahnen nennt man die Verbindungen unter den verschiedenen Stockwerken des Rückenmarks. Auch die letzten Verbindungen sind in meinem Sinne Axenbahnen.

[2] Nr. 2, S. 514.

[3] Forel, Nr. 13, S. 4 und 5.


Digitized by Google

tungsbezirkes an Stelle einer einfachen Leitungsbahn. Die Spinalganglien bieten das Beispiel einer Zelleneinschaltung in eine im Uebrigen ungetheilte Längsbahn, und es liegt in diesem Fall kein Grund vor, der Zelle eine für den Leitungsvorgang irgendwie tiefer greifende Bedeutung zuzuschreiben. Ganz anders stellt sich die Sache da, wo ein dendritischer Leitungsbezirk einer physiologischen Bahn eingeschaltet ist. Da ist die Möglichkeit geboten, dass innerhalb des Bezirkes die vielfältigsten Nebenvorgänge gleichzeitig ablaufen. Die zugeleitete Erregung kann, anstatt auf eine Zelle, auf ganze Zellengruppen sich ausdehnen, es können gleichzeitig Einwirkungen auf Collateralbahnen, auf vasomotorische Bahnen und dergleichen mehr stattfinden. Es strömt, wenn ich mich eines groben Bildes bedienen darf, die Erregung in ein Becken, von dem verschiedene Abflussbahnen ausgehen, und die Betheiligung dieser verschiedenen Abflussbahnen an der Weiterleitung der Erregung wird ihrerseits bestimmt durch die Mächtigkeit des Zuflusses und durch die relativen Grössen der Widerstände, welche jeder von den besonderen Abflüssen dem Weiterströmen entgegensetzt. Das Wesen des physiologischen Centrums liegt, ähnlich demjenigen einer administrativen Centralstelle, darin, dass die Möglichkeit eines functionellen Ineinandergreifens sehr mannigfacher Einzelvorgänge geboten wird, wobei den wechselnden Erregungen auch verschiedene Abstufungen der ineinander greifenden Theilvorgänge entsprechen.

Eine jede Axenbahn hat ihren Ursprungs- und ihren Endbezirk. Im ersteren liegen die Zellen, von welchen die Axenfasern entspringen, im letzteren tritt die Bahn in Beziehung zu fremden Bildungen, sei es zu anderweitigen centralen Zellenbezirken, sei es zu peripherischen Endorganen, zu Muskelfasern, zu Sinneszellen oder auch nur zu besonderen bindegewebigen Hüllensystemen. Damit ergiebt sich eine scharfe Bestimmung des Begriffes Nervenkern. Unter einem Nervenkern in strengem Sinn, oder einem Ursprungskerne dürfen wir nur einen solchen Zellencomplex verstehen, von dem aus die betreffenden Axenfasern entspringen. In diesem Sinn sind die motorischen Kerne von Gehirn- und Rückenmarksnerven echte Nervenkerne. Dagegen lässt sich mit der Bezeichnung eines centralen sensiblen Kerns keine klare Vorstellung verbinden, denn die Ursprungszellen der sensibeln Fasern liegen in den Spinalganglien. Ich habe an anderem Ort die Möglichkeit besprochen, dass die hinteren Wurzeln mehr umfassen können, als die aus den Ganglien stammenden sensibeln Fasern.[1] Darauf komme ich hier nicht zurück, ich habe nur die Frage im Auge, ob für die aus Ganglien stammenden Nerven gewisse centrale Stellen eine Bedeutung besitzen, die zur Aufstellung eines modificirten

---

[1] Nr. 3, S. 368.

Digitized by Google

Kernbegriffes berechtigen. So ist daran zu denken, dass ein als sensibler Kern bezeichneter Zellencomplex der Endbezirk sensibler Fasern und gleichzeitig der von Dendritenfasern durchzogene Zuleitungsbezirk neuer Zellen ist. Unter dieser Voraussetzung könnte man von solchen Stellen allenfalls als von sensibeln Endkernen reden. Beispielsweise könnte man vielleicht die Clarke'schen Säulen als die Endkerne hinterer Wurzeln und als die Ursprungskerne von Kleinhirnseitenstrangbahnen ansehen. Indessen bedürfen solche Vorstellungen noch sehr einer sicheren Begründung, und nur insofern ist hier deren Erwähnung erlaubt, als sie eine von den zu prüfenden Möglichkeiten darstellen.

Aus der Bildungsweise der Axenbahnen ergiebt sich aber auch, dass es keine echten Commissuren im Centralnervensystem giebt, d. h. keine Fasern, welche gleichwerthige Zellen beider Seitenhälften gleichartig unter einander verbinden. Alle sog. Commissuren enthalten Bahnen, die entweder in der rechten Hälfte entspringen und in der linken ihren Endbezirk erreichen, oder umgekehrt, d. h. es handelt sich nicht um echte Commissuren, sondern um Bahnkreuzungen.

Die Richtung des Auswachsens einer Nervenfaser steht zu deren Leitungsrichtung in keiner nothwendigen Beziehung. Bei motorischen Nerven fällt die physiologische Leitungsrichtung mit der Richtung des Auswachsens zusammen, bei sensibeln Nerven und beim N. acusticus gilt dies nur vom centralen Stumpf, beim peripherischen Stumpf sind sich beide Richtungen entgegengesetzt. Dagegen erfolgt die nach Durchschneidung eines Nerven eintretende secundäre oder die sog. Waller'sche Degeneration stets in der Richtung des Auswachsens, d. h. es entartet der von seiner Ursprungszelle getrennte Nervenstumpf. Der Begriff des sog. trophischen Centrums von Fasern fällt zusammen mit demjenigen ihrer Ursprungszelle. Weniger klar gestaltet sich das Verhältniss der Gudden'schen Degenerationen, jener Zurückbildungen von Nervencentren, wie sie nach Zerstörung peripherischer Apparate eintreten, sowie der Entartungen intracerebraler motorischer Wurzeln in rückläufigem Sinn. Diese Vorgänge scheinen mir zu einer allgemeinen Discussion noch nicht reif und ich glaube, dass deren Verständniss nur aus einem sehr eingehenden histologischen Studium der bezüglichen Veränderungen sich wird gewinnen lassen.

In einer demnächst folgenden Arbeit gedenke ich die Entwickelung des verlängerten Marks zu behandeln, und dabei wird sich Gelegenheit finden, auf manche von den oben erörterten Verhältnissen zurückzukommen und unseren Vorstellungskreis allgemeiner Nervenanatomie noch etwas mehr, als hier geschehen konnte, zu erweitern.

Digitized by Google

Citirte Litteratur.

1. His, Ueber das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen. *Dies Archiv.* 1883. S. 164.

2. Derselbe, Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. *Abhandlungen der Kgl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften, mathem.-phys. Classe.* 1886. Bd. XIII. Nr. VI.

3. Derselbe, Zur Geschichte des Gehirns, sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. *Ebenda.* 1888. Bd. XIV. Nr. VII.

4. Derselbe, Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Uebersichtliche Darstellung und Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. *Dies Archiv.* 1887. S. 368 u. 379.

5. Merk, *Die Mitosen im Centralnervensystem.* Wien 1887.

6. W. Müller, Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere. *Festgabe für C. Ludwig.* Leipzig 1875.

7. Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* 1876. I.

8. Kölliker, *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* 1879. 2. Aufl.

9. Derselbe, *Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* 1884. Zweite Aufl.

10. H. Gierke, Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1885. Bd. XXV.

11. Vignal, Sur le dévelopement de la Moelle des Mamifères. *Archives de Physiologie normale et pathologique.* 1884.

12. Boll, *Histiologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane.* Berlin 1873.

13. Forel, Einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse. *Archiv für Psychiatrie.* Bd. XVIII.

14. Benda, Untersuchungen über den Bau der functionirenden Samencanälchen. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1887. Bd. XXX.

15. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. *Mittheilungen der zoologischen Station zu Neapel.* Bd. VIII.

16. Kastschenko, Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 465.

17. v. Wijhe, Ueber die Entwickelung des Excretionssystems und anderer Organe bei den Selachiern. *Anatomischer Anzeiger.* 1888.

18. Beard, Morphological Studies. *Quart. Journal of microsc. Science.* 1888. S. 192 u. ff.

19. Balfour, *A monograph on the development of elasmobranch fishes.* London 1878.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XVI—XIX.)

Die Figuren sind mit Hülfe des Abbe'schen Zeichnungsapparates aufgenommen und zwar sind sie, abgesehen von den Figuren 3, 6, 16, 34 und 37, mit dem Trockensystem IX von Hartnack bei 1100facher Vergrösserung gezeichnet und nachher unter Benutzung von Oelsystemen weiter ausgeführt. Die Figuren 3 und 34 sind mit System V Harnack bei 430facher Vergrösserung, und die Figuren 3 und 37 bei ca. 2000facher Vergrösserung mit Oelsystemen gezeichnet, Fig. 3 mit Apochromat 2 mm von Zeiss, Fig. 37 mit einem vorzüglichen Oelsystem von Hartnack.

Fig. 1. Membrana limitans interna. Innere Spongioblasten und Keimzellen aus dem Rückenmark von Embryo *R* (Dorsalhälfte). Die Keimzelle links hat einen ruhenden Kern.

Fig. 2. Ein ähnlicher Schnitt vom Embryo Br_3. Unter den Keimzellen sind zwei mit ruhendem Kern. Die übrigen mit Mitosen.

Fig. 3 (*a* und *b*). Keimzellen aus dem Rückenmark vom Embryo *T*. Apochrom. Zeiss 2 mm. Oc. 8. Vergr. ca. 2000.

Fig. 4. Drei einzelne motorische Neuroblasten aus dem Rückenmark vom Embryo *R*. Die Querlinie bezeichnet die M. limitans meningea.

Fig. 5. Gruppe von motorischen Neuroblasten mit den davon abgehenden Wurzelbündeln. Frontalschnitt des Rückenmarks vom Embryo Br_3. *Lb.* Längsbündel (Vorderstrang). *R s.* Randschleier.

Fig. 6. Motorischer Trigeminuskern, zum Theil über die Markoberfläche hervortretend. *M. K.* motorischer Kern. *R s.* Randschleier. *a. W.* aufsteigende Trigeminuswurzel. *M. l. m.* Membrana limitans meningea. *Bz.* Bindegewebszellen. System Hartnack 5. Vergr. 430.

Fig. 7. Keimzellen im Uebergang zur gestreckten Form (Stufe 2), durch Zerquetschen isolirt; aus der Medulla oblongata vom Embryo Br_3.

Fig. 8. Eine ähnliche Zelle mit ausgezogener Spitze (Stufe 2). Frontalschnitt des Rückenmarks vom Embryo Br_3.

Fig. 9. Aus demselben Praeparat, rechts eine runde Keimzelle, links zwei dicht beisammenliegende Uebergangszellen (Stufe 3). Bei allen diesen Keim- und Uebergangszellen vom Embryo Br_3 ist die Chromatinmasse klumpenartig zusammengehäuft.

Digitized by Google

Fig. 10. Jugendliche Neuroblasten (Stufe 4) aus dem verlängerten Mark desselben Embryo.

Fig. 11. Neuroblastengruppen aus dem Isthmus vom Embryo *T* (Stufe 4). Der Ansatzkegel der Fasern erscheint dunkel und er verdeckt theilweise das Ende des Zellenkerns.

Fig. 12. Innere Spongioblasten und deren Insertion in die innere Grenzhaut (Säulenschicht) vom Embryo Br_3.

Fig. 13. Säulenschicht der inneren Spongioblastenfortsätze vom Embryo *T*.

Fig. 14. Flachschnitt der Bodenplatte des Rückenmarks vom Embryo *T*. Die M. limitans interna als enges Balkennetz mit einigen von der Seite her sich inserirenden Spongioblasten.

Fig. 15. Flachschnitt derselben Stelle, die das Gebiet der Spongioblastenkerne getroffen hat.

Fig. 16. Spongioblastenbüschel und deren Insertion in die innere Grenzhaut. Dazwischen liegen breite leere Zwischenräume. Embryo der sechsten Woche (*My*). Vergr. 650.

Fig. 17. Kaninchen. Medullarplatte vor erfolgtem Schluss aus Epithelzellen gebildet, zwischen denen rundliche Keimzellen eingeschaltet sind.

Fig. 18. Kaninchen. Medullarrohr im Schluss begriffen. Die Zahl der Epithelkerne hat erheblich zugenommen. Diese liegen in mehrfachen Schichten. An der Innenfläche zwei grosse Keimzellen mit Mitosen.

Fig. 19. Kaninchen. Medullarrohr geschlossen. Zwischen den Epithelzellen liegt eine Keimzelle, welche nach auswärts in eine Spitze ausläuft. (Uebergangszelle der 2. Stufe).

Fig. 20. Aus dem eben geschlossenen Rückenmark eines Katzenembryo. Zwischen den inneren Enden des Epithels liegen vier Keimzellen, wovon zwei kugelige, zwei in Spitzen auslaufende, von den ersteren zeigt die rechts gelegene einen abgeschlossenen Kern.

Fig. 21. Gruppen äusserer Spongioblasten und ihr Uebergang in den Randschleier aus dem Gehirn eines Katzenembryo von 6^{mm} NL.

Fig. 22. Gruppen von motorischen Neuroblasten und Wurzelbündeln. Die wagrechte Linie bezeichnet die M. limitans meningea. Frontalschnitt eines Katzenembryo von 6^{mm} NL.

Fig. 23. Durchschnitt durch das Rückenmark des Hühnchens vom Ende des zweiten Tages. Epithelzellen, nach beiden Seiten hin sich fortsetzend und in die Grenzschichten sich inserirend, und Keimzellen.

Fig. 24. Gruppe motorischer Neuroblasten aus dem Rückenmark eines Hühnchens vom Beginn des vierten Tages. Der Randschleier ist an der gezeichneten Stelle frei von Längs- und von Bogenfasern.

Fig. 25. Durchschnitt durch das Rückenmark eines Eidechsenembryo von 3^{mm} NL. Epithelzellen im Uebergang zu Spongioblasten; Grenzschichten und Keimzelle.

Digitized by Google

Fig. 26. Rückenmark vom Eidechsenembryo. Vordere Wurzelbündel aus der intermediären Schicht und aus Neuroblastengruppen hervortretend.

Fig. 27. Markgerüst aus dem Rückenmark eines Embryo von Salamandra maculata (Querschnitt).

Fig. 28. Neuroblasten aus dem verlängerten Mark desselben Embryo.

Fig. 29. Frontalschnitt des Rückenmarks einer Froschlarve. Markgerüst mit Randschleier und Neuroblasten. Alle Theile sind pigmenthaltig.

Fig. 30. Querschnitt durch das Rückenmark einer Petromyzontenlarve von 6 mm L. Die innerste Kernreihe gehört den Epithelzellen an, nach aussen davon liegen die Neuroblasten, deren Fortsätze man zum Theil in ein vorderes Wurzelbündel eintreten sieht; der Randschleier ist ausnehmend dicht.

Fig. 31. Querschnitt durch das Rückenmark eines Forellenembryo. Spongioblasten, Neuroblasten und Randschleier. Letzterer ist schon von zahlreichen Längsfaserzügen durchsetzt. In der dorsalen Hälfte sieht man zwei Keimzellen und die Riesenzelle.

Fig. 32. Einzelne Neuroblasten aus dem verlängerten Mark eines Forellenembryo. Der Kern ist zugespitzt, der Protoplasmakegel intensiv gefärbt. Zeichnung mit Oelimmersion.

Fig. 33. Querschnitt durch das Rückenmark eines Pristiurusembryo von $2^1/_2$ cm. Spongioblasten, Neuroblasten, Intermediärschicht und Randschleier.

Fig. 34. Schräg-frontaler Schnitt durch das Rückenmark desselben Embryo. Austritt eines vorderen Wurzelbündels.

Fig. 35. Medullarplatte (Gehirntheil) eines Pristiurusembryo vor erfolgtem Schluss. Länge des Embryo 1·75 mm. Epithelzellen und eine grosse Keimzelle, alle Elemente enthalten Dotterkörner.

Fig. 36. Aehnliches Praeparat von einem Pristiurusembryo, unmittelbar nach erfolgtem Markschluss. Länge des Embryo 2·5 mm. Die Epithelzellen sind etwas gestreckter. Die Kerne liegen in mehreren Reihen.

Fig. 37. Aus dem Rückenmark eines Pristiurusembryo von $4^1/_2$ mm Länge. Epithelzellen in der Umbildung zu Spongioblasten, bei *Ue.* eine Keim- oder Uebergangszelle. Hartnack Oelimmersion mit starkem Ocular. Vergr. ca. 2000.

Figg. 38 und 39. Pristiurusembryo von $4^1/_2$ mm Länge. Neuroblasten aus der Markfläche hervorbrechend. *M.* Myotomzellen. *Bd.* Bindegewebszellen.

Fig. 40. Pristiurus von 6 mm Länge. Gruppe von Neuroblasten, ihre Fortsätze an eine vordere Wurzel abgebend. Gekreuzter Verlauf der Fasern, die zum Ramus dorsalis und die zum R. ventralis gehen. *C.* Gruppe von Bindegewebszellen an der Stelle, wo später ein Blutgefäss liegt.

Figg. 41 und 42. Pristiurusembryo von $5^1/_2$ mm Länge. Neuroblasten, deren Fortsätze in Nervenstämmchen übergehen. Bei Fig. 41 treten die Fasern in einen dicken, von Bindegewebszellen umhüllten Strang ein. Bei Fig. 42 sieht man den

Digitized by Google

axialen Nervenstrang eine Strecke weit frei verlaufen, ehe er von Bindegewebszellen überlagert wird. Bei beiden Praeparaten verlaufen die Wurzelfasern vor ihrem Austritt aus dem Mark eine Strecke weit durch den Randschleier.

Fig. 43. Pristiurusembryo von 8 ^{mm} Länge. Randschnitt eines Wurzelstämmchens. Das von einer kleinen Neuroblastengruppe ausgehende Stämmchen endet in kurzer Entfernung vom Mark schräg abgeschnitten. *Bd.* längs und quer gelagerte Bindegewebszellen in dessen Umgebung. Bei *C* ein capillares Längsgefäss.

Fig. 44. Pristiurusembryo von 14 ^{mm} Länge. Der Randschleier ist deutlicher ausgebildet, die Intermediärschicht vorhanden. Die vordere Wurzel zeigt einen cylindrischen axialen Strang, von einzelnen Bindegewebszellen umlagert. Innerhalb des Markes sind einige Fasern durch den Randschleier hindurch bis zur Intermediärschicht verfolgbar, andere treten schon vorher aus der Schnittfläche heraus. Bei dieser und bei der vorigen Figur sind die reifen Neuroblasten an ihren hellen Kernen erkennbar. Bei *C* das Längsgefäss.

Digitized by Google

Zur Anatomie des Ohrläppchens.

Von

Wilhelm His.

(Hierzu Taf. XX.)

Die anatomischen Lehrbücher und auch die ausführlichsten, pflegen das Ohrläppchen in der Regel nur sehr kurz zu behandeln als einen knorpellosen, schlaffen Hautlappen, welcher der eigenen Form entbehrt.[1] Es ist

[1] Ich stelle hier einige Darstellungen aus grösseren Werken zusammen: Huschke, *Eingeweidelehre*, S. 813: „Das Ohrläppchen ist der knorpellose, 2''' dicke und 4 – 6''' lange, mit einem abgerundeten feinen Rande versehene, schlaffe und dehnbare Hautlappen unter den Ecken und dem hinteren Ende der Leiste. An der äusseren und inneren Fläche glatt, ist es mit einem abgerundeten Rande versehen, der sich rückwärts bis zum Fortsatz der Helix hinaufzieht, vorwärts dagegen an die das Unterkiefergelenk deckende H[illegible]heftet". Arnold, *Lehrbuch der Anatomie*, II. S. 1075, sagt fast gleichlautend: „Das Ohrläppchen ist der schlaffe, dehnbare und knorpellose Anhang der Ohrmuschel. Er ist an beiden Seiten glatt und besitzt einen unteren abgerundeten Rand." Henle, *Handbuch der Anatomie*, Bd. II, 1. Aufl., S. 729: „Das Ohrläppchen ist eine jenseits der Cauda helicis liegende, knorpellose Hautfalte, welche von der Haut der Wange durch einen mehr oder minder tiefen Einschnitt, zuweilen auch durch eine tiefe Furche geschieden ist." Schwalbe, *Anatomie der Sinnesorgane*, S. 407: „Das Ohrläppchen ist eine der knorpeligen Stütze entbehrende, fettreiche, reine Hautduplicatur." Cruveillhier, *Traité d'Anatomie descriptive*, 4. Aufl., Bd. III, S. 663: „Le lobule occupe la partie inférieure ou petite extrémité du pavillon, dont il est distinct par la mollesse, il est surmonté en avant par le tragus, en arrière par l'antitragus et au milieu par l'ec[illegible]ncrure de la conque." Sappey, *Traité d'Anatomie*, 3. Aufl., Bd. III, S. 827, beschreibt das Ohrläppchen als eine halbelliptische oder halbmondförmige Falte und fährt dann fort: „Le lobule se distingue des autres parties du pavillon par son extrême souplesse, par sa consistance analogue à celle du sein ou de la poulpe des doigts, par sa surface plus unie et plus douce au toucher." Quain in der 9. Edition von Allen Thomson, Schaefer und Thane, Bd. II, S. 431: „Beneath the antitragus and forming the lover end of the auricle, is the lobule, which is devoided of the firmness and elasticity that characterise the rest of the pinna." Dieser Unbestimmtheit der Beschreibungen entspricht auch die Unbestimmtheit, mit welcher selbst in den besten Abbildungen der Ohrmuschel das Läppchen behandelt ist (Arnold, Henle, Sappey, Quain u. A.). Die Zeichner scheinen meistens Werth darauf gelegt zu haben, dasselbe als einen möglichst weichen, formlosen Wulst darzustellen.

Digitized by Google

mir nun schon anlässlich meiner Untersuchungen über die Entwickelung der Ohrmuschel aufgefallen, dass gewisse Furchen und Vorsprünge an diesem kleinen Gebilde und in seiner Umgebung in charakteristischer Weise hervortreten, und ich habe seitdem bei Beobachtung Lebender oft Gelegenheit gehabt, unter der reichen Fülle individueller Gestaltungen, welche die Ohrmuschel bietet, auch die auffälligen Eigenschaften des Ohrläppchens in Betracht zu ziehen. Dies würde mich indessen kaum zu einer Publication über dies Gebiet minutiöser Anatomie veranlasst haben, wenn nicht einer unserer geschätztesten Anthropologen, Prof. Emil Schmidt, neuerdings den Versuch gemacht hätte, eine brennende Frage der Generationslehre, die Vererbung erworbener Eigenschaften, durch eine am Ohrläppchen gemachte Beobachtung zur Entscheidung zu bringen.[1] Beim Sohne einer Dame, welche als Kind eine Zerreissung des Ohrläppchens erfahren und eine narbige Furche davon zurückbehalten hatte, hat nämlich Dr. Schmidt einen auffallenden Einschnitt am Ohrläppchen beobachtet, und er glaubt denselben als erbliche Uebertragung der an der Mutter erfolgten Verletzung deuten zu dürfen. Schmidt hat seinem Aufsatz zwei vortreffliche Zeichnungen der betreffenden Ohren von Mutter und Sohn beigegeben und so ist der Fall auch für Andere einer Prüfung zugänglich geworden. Die Prüfung verlangt indessen, wie ich mich bald überzeugt habe, eine mehr in's Einzelne gehende Anatomie des Ohrläppchens. Mit Hülfe einer solchen lässt sich aber in einer, wie mir scheint, unwiderlegbaren Weise darthun, dass die Missbildung des Ohres beim Sohn und die Narbe bei der Mutter zwei ganz verschiedene Stellen des Ohrläppchens betreffen, womit die Annahme einer erblichen Uebertragung in sich zusammenfällt.[2] Der ganze Fall zeigt aber, wie wenig wir in der Anatomie uns rühmen dürfen, die Beobachtung selbst offenliegender Formen soweit geführt zu haben, dass dieselbe allen Anforderungen entspricht. Die Berücksichtigung auch von kleinlich erscheinenden Einzelnheiten kann eben eine unvermuthete Bedeutung gewinnen, sobald diese mit einer grossen wissenschaftlichen Frage in Verknüpfung gerathen.

Das Ohrläppchen hängt bei irgendwie kräftiger Entwickelung des Ohres nicht schlaff herab, sondern es tritt mehr oder minder stark aus der übrigen Ohrfläche heraus, in einzelnen Fällen kann es geradezu einer wagrechten Stellung sich nähern.[3] Mit seinem Rande beschreibt es eine S-förmige Linie, indem es sich an die Nachbartheile mit concaven Ein-

[1] E. Schmidt im *Correspondenzblatt des deutschen anthropologischen Vereins.* 1888. S. 145.

[2] Meine Besprechung des Schmidt'schen Falles befindet sich *ebenda.* 1889.

[3] Ein stets zur Hand befindliches Beobachtungsmaterial verschafft man sich dadurch, dass man bei einer grösseren Anzahl von Leichen die Ohren abgipsen lässt.

Digitized by Google

biegungen anschliesst. Die S-förmige Biegung des Randes ist eine durchaus typische, man trifft wenig Ohren, an welchen dieselbe nicht ohne Weiteres nachweisbar wäre, auch findet sich dieselbe schon an den Ohren von Neugeborenen. Der lateralen Biegung der Aussenfläche entspricht auf der dem Kopf zugewendeten Seite des Ohrläppchens eine Grube, deren Decke vom Knorpel des Antitragus gebildet ist.

Um gewisse Weitläufigkeiten der Beschreibung zu vermeiden, werde ich einige grössere Bezirke mit zusammenfassenden Bezeichnungen versehen: Ich werde Oberohr die Ohrhälfte über dem Crus helicis nennen, Hinterohr den bandartigen, aus den Caudae helicis und Anthelicis bestehenden Streifen, welcher hinter der Concha herabsteigt, und Unterohr die Gesammtheit der Theile unterhalb der Concha, d. h. den Antitragus, das Ohrläppchen und das Feld unter der Incisura intertragica. Das Gebiet des Unterohres pflegt sich ohne Weiteres als ein einheitliches darzustellen und nach vorn sowohl, als nach rückwärts durch besondere Furchen oder Falten abzugrenzen.

Den vorderen, unter der Incisur sich hinziehenden Theil des Unterohres bezeichne ich als Area praelobularis. Meistens ist er etwas eingesunken und durch eine vom vorderen Antitragusrande schräg herabsteigende Furche, den Sulcus praelobularis, von diesem und vom eigentlichen Läppchen geschieden. Das Feld umfasst die Insertion der Ohrmuschel in die Gegend hinter dem Kiefergelenk, und es ist bekannt, wie verschiedenartig diese Insertion sich gestalten kann. In einzelnen Fällen, bei sog. festgewachsenen Ohrläppchen, verbreitert sich das Feld schräg nach vorn, in anderen nimmt es umgekehrt an Breite rasch ab und zeigt sich von einem rundlichen, unter dem Tragus faltenartig auslaufenden Wulste umsäumt, oder es zeichnet sich der untere Saum des Feldes als ein dem Rande der Incisur parallel verlaufender Streifen.

Vom Hinterohr trennt sich das Unterohr in ausgeprägten Fällen durch einen tiefen, schräg verlaufenden Einschnitt, den Sulcus obliquus. Der Einschnitt kreuzt die beiden Leisten des Hinterohres unter einem nahezu rechten Winkel. Bei plump gebauten Ohren erhebt sich das also abgegrenzte Unterohr als flachgewölbtes Plateau über seine Umgebung und zeigt nur wenig innere Gliederung. Diesen Typus können wir als den der dickwulstigen Ohrbildung bezeichnen, und er stellt das eine Extrem der Bildungsreihe dar. Das andere Extrem, der Typus des feingebauten Ohres, zeigt die schräge Furche an der unteren Grenze des Hinterohres nur wenig ausgesprochen, dafür hebt sich der Antitragus scharf von dem darunterliegenden Felde ab. Dieses ist mehr oder weniger eingesunken und durch eine Furche, den Sulcus supralobularis, von jenem getrennt. Diese Furche pflegt nach rückwärts mit der Furche des Hinterohrs, der Fossa

Digitized by Google

navicularis zusammenzuhängen, als deren unmittelbare Fortsetzung sie sich darstellt. Meistens wird sie von einer niedrigen, zum Antitragus schräg heraufsteigenden Erhabenheit durchsetzt, der Eminentia anonyma. Der Rand des Ohrläppchens wölbt sich in der Regel, auch an zartgebauten Ohren, als rundliche Leiste hervor.

Zwischen den beiden eben beschriebenen extremen Typen liegt die grosse Mehrzahl von jenen Fällen, welche sowohl die schräge Abtrennung vom Hinterohr, als die Scheidung von Antitragus und Läppchen deutlich erkennen lassen, jene durch den Sulcus obliquus, diese durch den Sulcus supralobularis bezeichnet. Das Feld unterhalb des Sulcus supralobularis erscheint in den seltensten Fällen glatt oder gleichmässig gewölbt, die Regel ist vielmehr die, dass sich, abgesehen von einigen anderen, mit der Ausbildung des Antitragus zusammenhängender Modellirungen, ein hinteres, flach vorgetriebenes Feld vom Läppchen im engeren Sinn scheidet. Dieses hintere Feld, das Tuberculum retrolobulare ist rundlich oder oval umgrenzt, und es liegt an der auf den Sulcus obliquus folgenden lateralen Ausbiegung des Unterohres. In allen Fällen guter Ausbildung erreicht es den hinteren Rand des letzteren und bildet die unmittelbare Verlängerung der Cauda helicis. Es ist alsdann auch wohl unterschieden von der Eminentia anonyma, welche ihrerseits die Supralobularfurche durchschneidet. In anderen Fällen ist es vom Rande etwas abgerückt und nähert sich mehr dem Antitragus, wobei es mit der geschilderten Erhebung zusammenfliessen kann. Die Furche, welche das Tuberculum vom eigentlichen Läppchen trennt, der Sulcus retrolobularis, mündet nach oben in den Sulcus supralobularis ein. Die Gliederung des Ohrläppchens in einen hinteren kleinen und in einen vorderen grösseren Abschnitt findet sich schon am Ohr des Foetus und des Neugeborenen in sehr kenntlicher Weise ausgesprochen.

Das genauere Formverständniss des Unterohrs verlangt ein Eingehen auf dessen Knorpelskelett. Es ist bekannt, dass der Tragus, der Antitragus und der dazwischen liegende Einschnitt die freien Ränder einer rinnenförmig gebogenen Knorpelplatte sind, welche weiterhin die Wand des äusseren Gehörganges bildet. Unterhalb des Antitragus fällt die Knorpelplatte steil in die Tiefe, und im frei praeparirten Zustande tritt somit der Antitragus als schmale Leiste scharf aus seiner Umgebung hervor. Seine etwas verbogene Form und das Vorhandensein von zwei verschränkt liegenden Spitzen geben ihm das Ansehen eines in mehrere Gipfel auslaufenden Gebirgszuges.[1] Unter dem Antitragus, und mit ihm durch Bandmasse

[1] Die beiden Spitzen sind gut abgebildet in Arnold's *Iconus organorum sensuum.* Taf. V, Fig. 3.


Digitized by Google

verbunden, liegt jener hackenförmig gestaltete Knorpelstreifen, der von den meisten Lehrbüchern als Processus, von Henle als Cauda helicis bezeichnet wird, für den aber auch die Bezeichnung einer Lingula auriculae gebraucht worden ist.[1] Letzterer Bezeichnung gebe ich den Vorzug, weil sie minder farblos ist als das Wort „processus", welches obendrein von einigen Autoren für den Knorpelanhang am vorderen Ende des Helix gebraucht wird. Henle's Wort „Cauda", obwohl an und für sich nicht unpassend, reservire ich, mit Rücksicht auf die Entwickelung der Ohrmuschel, für die dem Hinterohr angehörige Strecke des Helix.

Die Lingula entwickelt sich am unteren Rande des Hinterohres als unmittelbare Fortsetzung der gesammten Knorpelplatte des letzteren. Ihre Breite beträgt am Ursprung 7—9 mm. Anthelix und Scapha sind an ihrer Bildung ebenso betheiligt, wie der Helix, dem man sie meistens zuzuschreiben pflegt. Die Lingula zeigt nämlich eine mittlere, aus der Scapha hervorgehende Rinne und zwei aufgeworfene Ränder, von denen der vordere an den Anthelix, der hintere an den Helix sich anschliesst. Dabei ist dieselbe windschief gedreht, so dass die Anfangs lateralwärts sehende Rinne weiterhin nach oben gekehrt erscheint.[2]

Ueber die Stellung der Lingula geben die meisten Lehrbücher nur unklare oder irrige Auskunft, auffallender Weise auch solche Bücher, deren Abbildungen zutreffend sind. In Arnold's Atlas ist die Spitze der Lingula nach vorn gekehrt, im Lehrbuch[3] heisst es, dass sie nach unten gegen das Ohrläppchen vortritt. W. Krause[4] giebt in seiner speciellen Anatomie eine sehr gute Abbildung des Ohrknorpels, in welcher sich die Lingula mit ihrer Spitze dem Antitragus von unten her anschmiegt. Im Text jedoch bezeichnet auch Krause den Processus helicis als das frei nach unten hervorragende Ende der Ohrleiste. Aehnlich lautet die Darstellung bei Henle und dieser Autor lässt auch in seinen Abbildungen die Spitze der

[1] Die französischen Anatomen Cruveillhier und Sappey sprechen von einer languette de l'hélix et de l'anthélix, und Sappey beruft sich dabei auf Santorini, in dessen Aufsatz: „De aure exteriore" ich jedoch die Bezeichnung nicht habe finden können. Haller braucht in seiner Beschreibung beide Worte (*Element. Physiologiae*, V, S. 189): „helix partim cum anthelice in lingulam parabolicam producitur, sive in processum helicis ad quem tamen anthelix majorem portionem confert." Eine, was Form und Richtung betrifft, vorzügliche Zeichnung der Lingula giebt schon Valsalva in seinem 1704 erschienenen *Tractatus de aure humana*, Taf. I, Fig. 2, er giebt dieser indessen noch keinen besonderen Namen.

[2] Der Uebergang der Scaphafurche auf die Lingula findet sich bei Arnold und bei Henle gut wiedergegeben, die windschiefe Drehung nur bei Arnold, während Henle den Fortsatz steif auslaufen lässt.

[3] *Lehrbuch*. II. S. 1075.

[4] W. Krause, *Specielle Anatomie*. S. 313. Fig. 169.

Digitized by Google

Lingula nach abwärts sehen.[1] Man braucht nur das eigene Ohr zu betasten, um sich zu überzeugen, dass diese Darstellung unmöglich richtig sein kann, denn niemals gelingt es, durch die Haut hindurch das freie Spitzchen zu finden, das doch den betreffenden Angaben nach zu erwarten wäre.

Die Lingula auriculae wendet ihre Spitze nicht nach abwärts dem Ohrläppchen zu, sondern nach vorn und sie läuft hier dicht unterhalb des Antitragus aus, mit dem sie durch Bandmassen verbunden ist. Die untere Fläche des Antitragus und die obere der Lingula fallen gegen die sie trennende Furche schräg ab, und diese verengt sich daher nach der Tiefe hin. Die Spalte macht sich äusserlich als Fossa supralobularis geltend.

Die Lingula auriculae ist der Skelettantheil des Ohrläppchens, in dessen Wurzelgebiet sie von hinten her eintritt. Es ist daher nicht correct, wenn man das Ohrläppchen als völlig knorpellos bezeichnet, es besitzt in der seine Wurzel durchziehenden Lingula eine knorpelige Stütze, welche seine selbständige Form wesentlich bestimmt.[2] Aus der früher beschriebenen Form der Lingula ist ersichtlich, dass die Fläche des Knorpelstreifens mit der Oberfläche des Ohrläppchens nicht gleichgerichtet sein kann, sie steht mehr oder minder quer zu dieser. Die Stelle, wo der Streifen sich zu drehen beginnt, und wo die bis dahin lateralwärts gekehrte Furche nach oben sich wendet, fällt in den Wurzelbereich des Tuberculum retrolobulare. Um dies Verhältniss sicher zu stellen, habe ich an Ohren, welche diesen Ursprung sehr ausgesprochen gezeigt haben, die Grenze des Tuberculum mit scharfem Schnitt umkreist und die Haut davon abpräparirt. Im oberen Theil des also blossgelegten Feldes bin ich auf den scharf hervortretenden Rand der Lingula gestossen. Die eigenthümlichen Complicationen, welche das Skelett des Unterohres darbietet, machen es erklärlich, dass hier ein reicher Spielraum für Variationen gegeben ist. Das stärkere oder minder starke Hervortreten des Antitragus und seiner Spitzen, die grössere oder geringere Dicke und Breite der Lingula, der Ort und der Grad ihrer Drehung sind die Verhältnisse, welche neben der Dicke der Haut und des Zwischengewebes die Schwankungen individueller Formen bedingen.

---

[1] Henle, a. a. O. Fig. 556 und 558.

[2] Cruveilhier, *Traité d'Anatomie descriptive*, Ed. II, p. 664, ist unter den von mir verglichenen Autoren der Einzige, welcher dies anerkennt, er sagt von der Lingula: „elle soutient la base du lobule". Auch Cruveilhier's übrige Darstellung vom Verhalten der lingula ist correct. Ebenso diejenige von Sappey. Beide Autoren betonen die Bandverbindung der Lingula mit dem Antitragus, so heisst es bei Sappey (S. 828): „dans l'intervalle qui sépare la languette de l'antitragus, on observe inférieurement un ligament et supérieurement un muscle qui rattachent ces deux parties ensemble".

Digitized by Google

Die Lingula auriculae tritt so früh auf, als überhaupt von einem Knorpel des äusseren Ohres geredet werden kann. An der sagittalen Schnittreihe eines Foetus von sieben Wochen finde ich den Streifen schon in seiner charakteristischen Sichelform angelegt und vom Antitragusknorpel durch ein Nervenstämmchen getrennt. Dies Nervenstämmchen ist als ein stärkerer Zweig des N. auricularis magnus am ausgebildeten Ohre leicht wieder auffindbar und derselbe ist von französischen Anatomen, von Hirschfeld und von Cruveillhier längst beschrieben worden.

[1] Hirschfeld und Leveillé, *Neurologie*, Text S. 142 und Taf. 42, und Cruveillhier a. a. O., III, S. 598. Letzterer sagt von den Aesten des N. auricularis: „Le plus considérable se porte au-dessus du lobule dans la scissure qui sépare la conque de la queue de l'Hélix et se distribue à la peau qui revêt la face extérieure de l'oreille et surtout la peau de la conque; un autre filet contourne la circonference du pavillon et gagne la rainure de l'Hélix."

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XX.)

Die Figuren 3, 7, 8 und 9 sind direct nach der Natur gezeichnet, die übrigen nach Gypsabgüssen.

Fig. 1. Ohrmuschel mit stark hervortretenden Ohrläppchen. Das Unterohr grenzt sich durch einen tief eingesetzten Sulcus obliquus vom Hinterohr ab. Das Tuberculum retrolobulare ist deutlich ausgeprägt.

Fig. 2. Ohr mit wenig gegliedertem, wulstigem Unterrohr. Sulcus obliquus und Sulcus praelobularis sind scharf ausgesprochen, der Sulcus supralobularis nur in seiner hinteren Hälfte. Bei Fig. 1 und Fig. 2 bildet ein gegen den Tragus schräg ansteigender Wulst den vorderen Rand der Area praelobularis.

Fig. 3. Ohr mit langgestrecktem, wenig gegliedertem Unterohr.

Fig. 4. Ohr mit typisch gegliedertem Unterohr. Es sind sichtbar die Sulci obliquus, supralobularis und praelobularis, das Tuberculum retrolobulare und schräg über diesem die Eminentia anonyma.

Fig. 5. Ausgeprägtes Spitzohr; das Tub. retrolobulare ist vom Rand des Ohres etwas abgerückt und schliesst sich der Eminentia anonyma an.

Fig. 6. Ohr mit festgewachsenem Ohrläppchen. Das Tub. retrolobulare und die Eminentia anonyma bilden eine zusammenhängende, stark hervortretende, schräge Leiste, durch welche das Unterohr in zwei verschieden geneigte Abtheilungen getrennt wird.

Fig. 7. Ohrmuschel eines etwa achtmonatlichen Foetus mit typischer Gliederung des Unterrohres.

Fig. 8. Ohrmuschel, an welcher durch Wegnahme der Haut der untere Abschnitt des Knorpelgerüst freigelegt ist. Vom unteren Ende von Helix und Anthelix geht die Lingula ab, welche sich unter Drehung ihrer Fläche mit der Spitze nach vorn kehrt und unter der vorderen Hälfte des Antitragus ausläuft. Zwischen Lingula und Antitragus ist ein tiefer, spindelförmig gestalteter Schlitz vorhanden.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch den Eingang des Ohres eines etwa siebenwöchentlichen Embryo. Vergr. 40 fach. Man sieht die Knorpelanlage von Tragus (*T*), Antitragus, Caudae helicis und Anthelicis und der Lingula (*Lg*). Die weissen punctirten oder gestrichelten Felder sind Nervenstämmchen. Ein solches erscheint unmittelbar über der Lingula, ein anderes zwischen Helix und Anthelix. Bei *A* eine durchschnittene, von zwei Nerven begleitete Arterie, Zweige der A. temporalis und des N. auriculotemporalis.

Digitized by Google

Die Lage des Nervus recurrens nervi vagi zur Arteria thyreoidea inferior.

Von

K. Taguchi,
Professor der Anatomie an der kaiserlichen Universität zu Tokio.

(Hierzu Taf. XXI.)

Für den Chirurgen, welcher Operationen am Halse, insbesondere von Strumen, vornimmt, ist von besonderer Wichtigkeit die Lage des N. recurrens nervi vagi zur A. thyreoidea inferior. Dass dieses Lageverhältniss aber genügend bekannt gegeben sei, wird man nach Einsicht der betreffenden Litteratur nicht behaupten können.

Luschka[1] hat die Lage des N. recurrens zur A. thyreoidea inf. vor dieser gefunden und folgende Beschreibung gegeben: „Die Arteria thyreoidea inferior zieht hinter der V. jugularis int. und A. carotis pr. vorbei und steigt nach innen vom letzteren Gefässe der N. laryngeus inf. vor ihr hinauf, nach aussen von derselben der Vagus vor ihr herab“.

Auch Pitha und Billroth[2] und Wölfler[3] haben den Nerven vor der Arterie gefunden und berichten, dass „der Nerv stets vor den Aesten der Arterie liegt“.

Dagegen hat M. Velpeau[4] den Nerv an der inneren und hinteren Seite der A. thyreoidea inf. erkannt.

[1] *Die Anatomie des menschlichen Halses.* Tübingen 1862. S. 344.

[2] *Handbuch der Chirurgie.*

[3] Beiträge zur chirurgischen Behandlung des Kropfes. *Wiener medicinische Wochenschrift.* 1879. S. 834.

[4] *Abhandlung der chirurgischen Anatomie.* Weimar 1826. 1. Abth. S. 195.

Digitized by Google

Auch Führer,[1] Malgaigne,[2] Quain,[3] Gray[4] und Kocher[5] haben den Nerv als hinter der Arterie liegend angemerkt.

Rotter[6] fand unter ca. 15 untersuchten Fällen in einem Drittel die Arterie hinter dem Nerven, wie Kocher es gesehen hat; im zweiten ging die Arterie vor demselben vorbei; in den übrigen Fällen fand er die Verhältnisse complicirter, indem die Aeste der Arterie sich den Nerven gegenüber in sehr differenten Verhältnissen darstellten.

A. Streckeisen[7] fand unter 56 Leichenuntersuchungen über diesen Punkt „eine völlige Umfassung des Nerven durch die Arterie beiderseits; das gewöhnliche Verhalten nach Kocher wurde beiderseitig nur einmal beobachtet; einseitig dagegen 9 mal (7 rechts, 2 links), während in allen übrigen Fällen die Arterie entweder ganz ohne Beziehung zum Nerven blieb oder doch grosse Aeste davon verschont wurden. Gewöhnlich verhalten sich beide Seiten ungleich (40 mal) und ist es dann meist die rechte Arterie, welche die Umfassung des Nerven in höherem Maasse ausführt (28 mal); nur 12 mal war es umgekehrt, dass nämlich die linke Arterie den Nerven mit einer grösseren Anzahl von Aesten umfasste.“ Streckeisen berichtet weiter: „In 31 Fällen (10 rechts, 21 links) gar keine Umfassung; in 41 Fällen (19 rechts, 22 links) wird die Umfassung nur durch den R. perforans (einen Zweig des oberen Astes der A. thyreoidea inf.) ausgeführt; in 27 Fällen (18 rechts, 9 links) fast völlige Umfassung (Ramus marginalis bleibt frei); in 13 Fällen (9 rechts, 4 links) völlige Umfassung, davon in zwei Fällen (1 rechts, 1 links) bei demselben Individuum.“

Obwohl dieses Verhalten ergiebt, dass die Arterie in 40 Fällen unter den 112 Befunden den Nerven mit seinen Aesten völlig oder nicht völlig umfasste, so ist es noch nicht hinlänglich klar, ob die Arterie vor oder hinter dem Nerven gelegen sei, oder ob der Nerv zwischen den Aesten der Arterie gelegen sei, da Streckeisen nichts über dieses Verhalten ausgesagt hat.

Thomas Dwight[8] fand unter 79 Leichenuntersuchungen, bei denen 52 an beiden Seiten, 27 nur an einer Seite untersucht wurden, dass die

[1] *Handbuch der chirurgischen Anatomie.* Berlin 1857. S. 358.
[2] *Traité d'anatomie chirurgicale.* Paris 1838. Tome II. S. 46.
[3] *Elements of Anatomy.* 1882. 9. Ed. Vol. I. S. 583.
[4] *Anatomy descriptive and surgical.* London 1887. 11. Ed. S. 671.
[5] Ueber Kropfexstirpation und ihre Folgen. *Archiv für klinische Chirurgie.* 1883. Bd. XXIX. S. 263.
[6] Die operative Behandlung des Kropfes. *Archiv für klinische Chirurgie.* 1885. S. 683.
[7] *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie.* 1886. Bd. CIII. S. 156.
[8] *Anatomischer Anzeiger.* 1886. 1. Jahrg. S. 204.

Digitized by Google

Arterie rechts 33 mal vor dem Nerven und 31 mal hinter demselben, links 49 mal vor und 15 mal hinter dem Nerven liege und die Arterie dreimal fehlte.

Nach diesen Angaben liegt also der Nerv an der rechten Seite fast ebenso häufig vorn als hinten von der Arterie, während der Nerv an der linken Seite 3 mal so häufig hinter der Arterie liegt, als umgekehrt.

Drobnik[1] bemerkt über 50 Untersuchungsfälle: „Der Unterschied in dem Verhältniss des N. recurrens zu den ihn beiderseits umgebenden Gebilden beruht hauptsächlich auf seinem verschiedenen Verhalten am Anfange“ und sagt dann: „links ist der N. recurrens, nachdem er sich vom Vagus getrennt hat, mehr der Medianlinie genähert, wegen seines Verhältnisses zum Aortabogen. Nachdem er sich unter diesem umgebogen hat, nimmt er in seinem ganzen Verlauf zum Larynx einen Winkel ein, der durch die Trachea und den Oesophagus gebildet im Halstheil sich nach links wendet, demnach kann er mit der A. thyreoidea inf. nicht vor deren Theilungsstelle zusammentreffen. Erst an der Stelle, wo ihn die Drüse bedeckt, liegt der Nerv in der Nähe des Arterienastes, der erst in der Höhe des Lig. crico-thyreoideum die äussere Drüsenkapsel durchbohrt.“

„Rechts anders: Der Nerv liegt an seinem Anfangstheil, die Art. subclavia umfassend, mehr entfernt von der Medianlinie des Halses und oberflächlicher, entsprechend dem oberflächlichen Verlauf der Art. carotis, steigt dann nach oben hinauf, gleichzeitig langsam zur lateral-hinteren Wand der Trachea sich wendend.“

„An der Stelle, wo der Nerv sich unter die Gland. thyreoidea bergen soll, trifft er die Art. thyreoidea inferior, die oft noch nicht in Aeste getheilt ist; in diesen Fällen kreuzt er sie, vor ihr verlaufend, worauf er plötzlich zur seitlich-hinteren Wand der Drüse sich umbiegt, die ihn an die Trachea drängt; längs der seitlichen Wand derselben, auf 1 mm dem hinteren Theil genähert, der knorpelfrei ist, steigt er zum Larynx hinauf. Der obere Ast der A. thyreoidea inf. liegt auch auf dieser Seite nach aussen vom M. recurrens (in der Mehrzahl der Fälle) an der Stelle, wo der Nerv unter dem N. crico-pharyngeus verschwindet in dem Winkel, gebildet durch den Zusammenstoss der Trachea mit dem Larynx und an der Uebergangsstelle des Pharynx in den Oesophagus. Hier sendet die Kapsel der Drüse zahlreiche Stränge, vermittelst deren sie sich fest an den Anfang der Trachea und Lig. crico-tracheale anheftet. An dieser Stelle theilt sich auch, wie oben bemerkt, der obere Theil der Art. thyreoidea inferior in zahlreiche

[1] Ueber das Verhältniss des Nervus recurrens zur unteren Schilddrüsenarterie. *Gazeta lekarska*. 1886. Tom. VI. Nr. 38: Ein Beitrag zur Topographie der Schilddrüse.

Digitized by Google

Aeste. Der Nerv weicht nun entweder diesen an die Trachea grenzenden Aesten aus und gelangt an den Larynx, ohne sich in dieses Arteriennetz einzuwickeln, oder einer von diesen Aesten bildet eine Schlinge, die ihn umfasst. Dieses Verhältniss ist öfters links."

„In vier Fällen fand ich den N. recurrens in dem von der Drüse bedeckten Theil nach oben hinaufsteigen, nicht längs der Trachealwand, sondern an die Kapsel der Drüse gedrängt durch den oberen Theil der Art. thyreoidea inferior — links. Um in diese unbequeme Lage zu gelangen, musste er an der Theilungsstelle der Arterie eine kleine Knickung nach aussen gemacht haben."

„In den Fällen, wo eine frühe Theilung der Arterie sich findet (namentlich rechts), verläuft der Nerv nicht vor der Hauptarterie, sondern in dem durch ihre zwei Aeste gebildeten Winkel, um dann in der oben beschriebenen Weise zum Ziel zu gelangen. Nur einmal fand ich dasselbe Verhältniss auch links."

„Unter 50 Fällen fand ich nur einen, wo der Nerv an der Kreuzungsstelle mit der Arterie auf beiden Seiten vor ihr verlief."

Aus dem oben Gesagten ergiebt sich, dass es noch eine Streitfrage ist, ob der N. recurrens an der Stelle, wo er die Art. thyreoidea inferior trifft, entweder vor, oder hinter ihr, oder zwischen den Aesten derselben Arterie gelegen sei. Die Sache ist bis jetzt noch nicht zum Austrag gebracht worden und zugleich hat hierbei auch Niemand bis jetzt die beiden Geschlechter in Rücksicht genommen.

Die Lage des N. recurrens zur Art. thyreoidea inferior steht aber bei beiden Geschlechtern, ebenso wie auf den beiden Körperseiten, unter ganz anderen Verhältnissen.

Vielleicht ist der Befund meiner Untersuchungen, die ich in dem Wintersemester 1887/88 im anatomischen Institute zu Berlin an 64 männlichen (von denen vier nur auf der rechten Seite untersucht wurden) und 57 weiblichen (von denen eine auschliesslich auf der linken Seite untersucht wurde) Leichen gemacht habe, geeignet, diese wichtige Streitfrage über die Lage des N. recurrens zur Art. thyreoidea inferior zur Entscheidung zu bringen und es auch festzustellen, welche Lage der Nerv bei beiden Geschlechtern und an den beiden Körperseiten zur Art. thyreoidea inferior einhält. Den Herren Prof. Dr. Waldeyer und Custos Dr. Brösike sage ich für ihre freundliche Theilnahme bei diesen Untersuchungen meinen besten Dank!

Ich möchte zunächst meine Befunde bezüglich der Art. thyreoidea inferior erwähnen und dann zu dem Hauptgegenstande dieser Untersuchungen übergehen.

Digitized by Google

I. Arteria thyreoidea inferior.

Die Art. thyreoidea inferior bildet in der Regel den stärksten Ast des Truncus thyreocervicalis der Art. subclavia; aber ihre Stärke steht im umgekehrten Verhältniss zur Stärke des symmetrischen Gefässes und der Art. thyreoidea superior. Die Ursprungsweise der Arterie ist so sehr veränderlich, dass man sagen kann, solche Varietäten der Arterie, in welchen sie nicht selbständig von dem Truncus thyreocervicalis, sondern mit anderen Arterien zusammen, entweder von demselben Truncus oder von der A. subclavia abgeht, oder selbständig von der A. subclavia, oder von der A. carotis comm., oder von der A. vertebralis entspringt oder völlig fehlt, betragen beinahe ein Drittel der sämmtlichen Fälle.

Ich habe diejenige Varietät, in welcher die A. thyreoidea inferior mit der A. cervicalis ascendens zusammen in einem langen oder kurzen gemeinschaftlichen Stamme von dem Truncus thyreocervicalis abgeht, unter den von mir untersuchten 237 Fällen bei dem männlichen Geschlechte 29 mal (18 rechts, 11 links), bei dem weiblichen Geschlechte 27 mal (13 rechts, 14 links) gesehen.

Ferner habe ich diejenige Varietät, in welcher die A. thyreoidea inferior mit der A. cervicalis profunda oder mit der A. cervicalis ascendens und profunda zusammen mit einem langen oder kurzen gemeinschaftlichen Stamme von dem Truncus thyreocervicalis abgeht, unter den von mir untersuchten sämmtlichen 237 Fällen bei dem männlichen Geschlechte 4 mal (2 rechts, 2 links), bei dem weiblichen Geschlechte 2 mal (1 rechts, 1 links) oder wo sie mit der A. cervicalis superficialis und ascendens zusammen mit einem gemeinschaftlichen Stamme von der A. subclavia entspringt, bei dem weiblichen Geschlechte 1 mal (rechts), oder wo sie mit der A. cervicalis adscendens zusammen mit einem gemeinschaftlichen Stamme von derselben Arterie entspringt, bei dem männlichen Geschlechte 2 mal (1 rechts, 1 links), bei dem weiblichen Geschlechte 1 mal (rechts) angetroffen. Als fernere Abweichungen fand ich noch: 1. selbständigen Ursprung von der A. subclavia bei Weibern 4 mal (3 rechts, 1 links); 2. Ursprung der A. thyreoidea inferior dextra von der A. vertebralis derselben Seite bei einem Manne 1 mal (rechts);[1] 3. Ursprung der A. thyreoidea inferior sinistra von der A. carotis comm. dextra oder von der A. anonyma brachio-cephalica beim Manne 1 mal (links), beim Weibe 1 mal (links); 4. Fehlen der A. thyreoidea inferior bei dem männlichen Geschlechte 1 mal (links), bei dem weiblichen Geschlechte 6 mal (5 links, 1 rechts, darunter ein Fall beiderseits).

[1] Bei diesem Falle trat die A. vertebralis durch das Foramen transversarium des vierten Halswirbels in den Canalis vertebralis hinein.

Digitized by Google

Endlich habe ich den Fall, in welchem die A. thyreoidea inferior ausserordentlich schwach ist, bei dem männlichen Geschlechte 1 mal (links), bei dem weiblichen Geschlechte 2 mal (rechts) beobachtet.

Aus diesen Beobachtungen geht nun hervor, dass die Varietät, in welcher die A. thyreoidea inferior mit der A. cervicalis ascendens zusammen von dem Truncus thyreo-cervicalis abgeht, öfters als die anderen Varietäten, und zwar öfter beim Manne als beim Weibe, rechts öfter als links und bei dem weiblichen Geschlechte beiderseitig beinahe in gleicher Zahl vorkommt.

In den meisten der sämmtlichen von mir untersuchten Fälle stieg die A. thyreoidea inferior von ihrem Ursprung an zwischen dem medialen Rande des M. scalenus anterior und der A. carotis comm. senkrecht, oder unter leicht geschlängeltem Verlaufe empor und war durch die Fascia praevertebralis von vorn bedeckt. Seltener verlief der Stamm des Gefässes schräg bogenförmig oder schlangenförmig von unten und lateralwärts nach oben und medialwärts aufsteigend.

Den Punkt der Umbiegung der Arterie habe ich entgegen Henle, Luschka, Hyrtl, Drobnik[1] und anderen Autoren bei beiden Geschlechtern in einem ganz anderen Verhältnisse gefunden. Nämlich die A. thyreoidea inferior wendet sich bei dem männlichen Geschlechte durchschnittlich in der Höhe des unteren Randes des Schildknorpels, bei dem weiblichen Geschlechte durchschnittlich in der Höhe des Ringknorpels unter einem Winkel zur Medianlinie des Halses und durchbohrt bei der ersten Bogenbildung die Fascia praevertebralis. Sie steigt dann hinter der Scheide der grossen Halsgefässe schräg und medialwärts herab und theilt sich entweder in einen oberen und in einen unteren Ast (Ramus thyreoideus superior und inferior), oder sie wendet sich, ohne sich zu theilen, wieder unter einem Winkel nach vorn, und zwar medial- und aufwärts, steigt dann nahe der Seitenwand der Trachea hinauf und theilt bei der zweiten Bogenbildung sich bald in der Nähe des Seitenlappens der Schilddrüse in einen oberen und einen unteren Ast, oder seltener in drei Aeste, welche aufwärts, medialwärts und abwärts auseinander laufen; bald steigt sie bis zwischen der

---

[1] Henle (*Handbuch der Gefässlehre des Menschen.* 1876. 2. Aufl.) fand den Umbiegungspunkt der A. thyreoidea inferior in der Höhe des Querfortsatzes des sechsten Halswirbels; Luschka (*Die Anatomie des menschlichen Halses.* 1862) in der Höhe des fünften Nackenwirbels; auch Hyrtl (*Handbuch der topographischen Anatomie.* Wien 1860. 4. Aufl. Bd. I. S. 431) in der Höhe des fünften Halswirbels; Drobnik (a. a. O.) ungefähr in der Höhe des zweiten oder dritten Trachealringes. Nach Führer (a. a. O., S. 357) steigt die Arterie in der Furche zwischen Scalenus anterior und Longus colli auf, und in der Höhe etwa der Mitte der Trachea und Schilddrüse angelangt, biegt sie in winkelförmiger Krümmung nach vorn abwärts um.

Digitized by Google

hinteren-inneren Fläche des Seitenlappens der Drüse und der Trachea hinauf und theilt sich dann erst in einen oberen und in einen unteren Ast.

Ich habe vorhin diese Fälle als typische Formen der A. thyreoidea inferior bezeichnet, indem ich unter den sämmtlichen von mir untersuchten Fällen diese öfters als andere fand. Den Stamm der Arterie theile ich in drei oder vier Stücke: ein aufsteigendes, ein absteigendes und ein Bogenstück oder in zwei Bogenstücke. Es ist jedoch der Verlauf und die Verästelung der Arterie bei beiden Geschlechtern und auf beiden Körperseiten sehr verschieden. Einen Fall, in welchem die A. thyreoidea inferior beiderseitig ganz dasselbe Verhalten hatte, habe ich bei dem männlichen Geschlechte nur 8 mal, bei dem weiblichen Geschlechte 7 mal unter den sämmtlichen von mir untersuchten Leichen gefunden.

Wenn man dieses Verhalten der A. thyreoidea inferior bei beiden Geschlechtern und auf beiden Körperseiten statistisch ordnen will, so würde nach meinen Befunden sich folgende Tabelle ergeben:

A. Die A. thyreoidea inferior verläuft gerade aufsteigend:
  1. Keine Bogenbildung; Theilung des aufsteigenden Stückes. Fig. 1. (6 Fälle: 4 Männer [2 r., 2 l.], 2 Weiber [1 r., 1 l.].)
  2. Der Stamm bildet einen Bogen:
     a) Theilung während der ersten Bogenbildung. Fig. 2. (16 Fälle: 11 Männer [5 r., 6 l.], 5 Weiber [1 r., 4 l.].)
     b) Theilung des absteigenden Stückes (Theilung nach der ersten Bogenbildung). Figg. 3 und 4. (104 Fälle: 61 Männer [28 r., 33 l.], 43 Weiber [22 r., 21 l.].)
     c) Zerfall des Stammes in viele kleine Aeste. Fig. 5. (1 Fall, Weib, rechts).
  3. Der Stamm bildet zwei Bogen:
     a) Theilung während der Bildung des zweiten Bogens. Fig. 6. (34 Fälle: 17 Männer [10 r., 7 l.], 17 Weiber [7 r., 10 l.].)
     b) Theilung nach der zweiten Bogenbildung. Figg. 7 und 8. (13 Fälle: 6 Männer [5 r., 1 l.], 7 Weiber [5 r., 2 l.].)
  4. Die Arterie bildet drei oder mehrere Bogen:
     a) Der Stamm theilt sich vor dem Eintritt in die Schilddrüse. (5 Fälle: 2 Männer, rechts, 3 Weiber, links.)
     b) Der Stamm tritt unverästelt in die Schilddrüse ein. Fig. 9. (1 Fall, Weib, rechts.)
  5. Der Stamm bildet Schlingen:
     a) Schlingenbildung des ersten Bogenstückes. Fig. 10. (18 Fälle: 6 Männer [3 r., 3 l.], 12 Weiber [7 r., 5 l.].)

Digitized by Google

b) Schlingenbildung des zweiten Bogenstückes. Fig. 11. (2 Fälle: 1 Mann, rechts, 1 Weib, rechts.)

6. Die A. thyreoidea inferior entspringt aus einer Arterie der entgegengesetzten Seite (Fig. 13) oder sie fehlt auf einer oder beiden Seiten ganz (Fig. 14). (9 Fälle: 2 Männer, links, 7 Weiber [1 r., 6 l.].)

B. Der Stamm der A. thyreoidea inferior verläuft schräg medianwärts aufsteigend:

1. Theilung während der Bildung des ersten Bogens. (14 Fälle: 9 Männer [4 r., 5 l.], 5 Weiber [3 r., 2 l.].)
2. Theilung während der Bildung des zweiten Bogens. (11 Fälle: 4 Männer [3 r., 1 l.], 7 Weiber [6 r., 1 l.].)
3. Theilung des Stammes nach der zweiten oder dritten Bogenbildung. Fig. 12. (3 Fälle: 1 Mann, rechts, 2 Weiber, links.)

Nach dem Mitgetheilten ergiebt sich, dass diejenigen Fälle, in denen die A. thyreoidea inferior in ihrem aufsteigenden — ersten Bogen — und in ihrem absteigenden Stücke sich in Aeste theilt (keine Bogenbildung, Theilung während der ersten Bogenbildung und Theilung nach der ersten Bogenbildung), bei dem männlichen Geschlechte öfters als bei dem weiblichen und bei jedem Geschlechte auf der linken Seite öfters als auf der rechten Seite vorgekommen sind, und ferner, dass diejenigen Fälle, in denen die A. thyreoidea inferior während der zweiten Bogenbildung oder nach der zweiten Bogenbildung sich in Aeste theilt oder unter schräger Richtung bogenförmig oder schlangenförmig emporsteigt und während der ersten oder zweiten Bogenbildung oder nach der zweiten oder dritten Bogenbildung in der Nähe oder an der hinteren, inneren Fläche des Seitenlappens der Schilddrüse sich in Aeste theilt, bei beiden Geschlechtern beinahe in gleichem Verhältniss und bei jedem Geschlechte auf der rechten Seite öfters als auf der linken Seite angetroffen werden. Ferner finden wir, dass in den Fällen der Schlingenbildung im ersten oder zweiten Bogenstücke und der Zertheilung in Aeste in ihrem absteigenden Stücke oder während der zweiten Bogenbildung oder nach der zweiten Bogenbildung Verschiedenheit ist; z. B. diejenigen Fälle, wo die A. thyreoidea inferior in ihrem ersten Bogenstücke eine Schlinge bildet und dann nach der zweiten Bogenbildung sich in Aeste theilt, bei dem weiblichen Geschlechte öfters als bei dem männlichen Geschlechte vorhanden sind, und endlich, dass die Verlaufs- und Verästelungsweise der Arterie im Allgemeinen bei dem weiblichen Geschlechte mehr veränderlich als bei dem männlichen ist; bei jedem Geschlechte aber auf der rechten Seite grösseren Schwankungen unterliegt,

Digitized by Google

als auf der linken. Dieses Verhältniss habe ich in solchen Fällen ganz umgekehrt gefunden, in welchen die A. thyreoidea inferior aus einer Arterie der entgegengesetzten Seite entspringt oder fehlt und durch andere Arterien ersetzt wird.

Obwohl Gruber[1] berichtet, dass die A. thyreoidea ima neben den vier normalen Schilddrüsenarterien ungefähr bei jeder zehnten Leiche vorkommt und Streckeisen[2] diese Auffassung Gruber's durch eine grosse Reihe von Beobachtungen, welche er über die A. thyreoidea ima gemacht, bestätigt, indem er sagt: „ich habe dieses Gefäss (A. thyreoidea ima) 12 mal (8 ♂ 4 ♀) unter 120 Beobachtungen gefunden, also genau in 10 Procent der Fälle", so habe ich dieses Gefäss niemals bei meinen 121 Leichen in solchen Fällen, in welchen vier normale Schilddrüsenarterien vorhanden sind, getroffen. Jedoch habe ich in denjenigen Fällen, in welchen die linke untere Schilddrüsenarterie von der A. carotis communis dextra (Fig. 13) oder von der A. anonyma brachio-cephalica entspringt, ihren Verlauf, wie den einer A. thyreoidea ima, gefunden.

Die Aa. thyreoideae supp. waren in allen den 7 Fällen, wo die Aa. thyreoideae inff. fehlten, grösser als gewöhnlich und entsprangen in 5 Fällen (1 rechts, 4 links) aus dem Anfange der A. carotis externa, wie gewöhnlich, in den anderen 2 Fällen (links) aus dem vorderen Umfange des Endes der A. carotis comm. derselben Seite. Sie steigen unter einem, mit der Convexität dem grossen Horne des Zungenbeins zugekehrten Bogen neben dem Kehlkopfe herab, wie dies sonst im normalen Zustande gefunden wird. Nach Abgabe der A. laryngea sup., der A. cricothyreoidea und der verschiedenen Muskeläste theilten sie sich an dem oberen Ende des Seitenlappens der Schilddrüse in zwei Aeste, von denen der eine längs dem oberen, concaven Rande der Drüse nach der Mittellinie des Halses hingeht und vom oberen Umfange aus sich in die Drüse einsenkt, darauf mit den Aesten der entgegengesetzten oberen Schilddrüsenarterie anastomosirt und den sogenannten Arcus thyreo-glandularis marginalis sup. bildet; der andere Ast verlief dem seitlichen und unteren Rande der Drüse entlang und verzweigte sich von hier aus in die Drüse hinein; darauf anastomosirte er mit den Aesten der entgegengesetzten unteren Schilddrüsenarterie und bildete den sogenannten Arcus thyreo-glandularis marginalis inf. Diese beiden Anastomosen habe ich in dem Falle, in welchem die A. thyreoidea inf. beiderseitig spurlos fehlte und durch die beiden oberen Schilddrüsenarterien ersetzt wurde, besonders deutlich gefunden (Fig. 14).

Die A. thyreoidea inf. (Fig. 13), welche aus der A. carotis comm. dextra entsprang, kam aus dem medialen Umfange des Anfangstheils der

[1] *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie.* Bd. XLV. S. 454.
[2] *Ebenda.* 1886. Bd. CIII. S. 158.

Digitized by Google

genannten Arterie, verlief hinter der V. thyreoidea ima und vor der Luftröhre quer nach links hinüber, stieg dann mit leicht geschlängeltem Verlauf vor der Luftröhre in die Höhe, gab einen Zweig zu den Unterzungenbeinmuskeln und verzweigte sich endlich in dem unteren Theile des linken Seitenlappens der Schilddrüse.

Die A. thyreoidea inf., welche aus der A. anonyma brachio-cephalica hervorging, entsprang aus dem medialen Umfange des Anfangstheils der Anonyma, stieg zwischen der V. thyreoidea ima und der Luftröhre in die Höhe und theilte sich in der Nähe der Schilddrüse in zwei Aeste, welche sich in dem unteren Theile der Drüse verästelten.

II. Verhalten des N. recurrens zur A. thyreoidea inferior.

Der Ramus recurrens nervi vagi steigt von seinem Ursprung an in der rechten Körperseite schräg hinter der A. carotis comm. dextra und in der von der Trachea und dem Oesophagus begrenzten Furche nach der hinteren Seite der Trachea; in der linken Körperseite hinter dem Anfangstheile der A. carotis comm. sinistra und vor dem die Trachea nach links überschreitenden Theile des Oesophagus empor, um in der von der Trachea und dem Oesophagus begrenzten Furche weiter aufzusteigen und dann dasselbe Verhältniss wie auf der rechten Körperseite zu zeigen.

Der Nerv trifft gewöhnlich entweder in der Nähe des unteren Randes des Seitenlappens, oder an der hinteren, inneren Fläche des Seitenlappens der Schilddrüse die A. thyreoidea inf. und zwar trifft in solchen Fällen, wo die A. thyreoidea inf. den zweiten Bogen bildet, der Nerv die Arterie in der Regel früher, als dann, wenn die A. thyreoidea inf. unter schräger Richtung bogenförmig oder schlangenförmig aufsteigt oder sich vorher spaltet.

Der Nerv communicirt entweder mit dem Ganglion cervicale supremum oder medium (im Falle letzteres vorhanden ist) vermittelst eines vor und hinter dem ersten Bogenstücke der A. thyreoidea inf., oder aber nur vor oder nur hinter demselben Bogenstücke herabsteigenden Verbindungsästchens; oder er communicirt mit dem Halstheil des Sympathicus vermittelst des N. cardiacus supremus, des Medius oder auch eines Nervenästchens, welches von dem Grenzstrang abstammt. Er sendet aus seinem aufsteigenden Theile, ausser den Aesten zur Trachea und zum Oesophagus eins oder mehrere feine Aestchen (sog. Rr. pharyngei) zu dem M. laryngopharyngeus und zerfällt dann gewöhnlich hinter der Articulatio cricothyreoidea in Endäste, von denen einer mit einem der herabsteigenden Zweige des N. laryngeus sup. anastomosirt, ein anderer aber sich zu sämmtlichen Muskeln des Kehlkopfes, mit Ausnahme der Mm. crico-thyreoidei

Digitized by Google

(Rectus und Obliquus) begiebt. Oefters zerfällt der Nerv schon früher in seine Endäste, bevor er noch die A. thyreoidea inf. getroffen hat (ich habe diesen Fall bei männlichen Leichen 4 mal [2 rechts, 2 links], bei weiblichen 11 mal [7 rechts, 4 links] angetroffen). Andere Male zerfällt er in seine Aeste, während er mit dem Stamme oder den Aesten der A. thyreoidea inf. sich kreuzt (bei männlichen Leichen 10 mal [6 rechts, 4 links], bei weiblichen 4 mal [1 rechts, 3 links]) oder nachdem er sich mit der A. thyreoidea inf. gekreuzt hat (3 mal bei Männern [nur rechts], 4 mal bei Weibern [3 rechts, 1 links]).

An der Stelle, wo der Nerv die A. thyreoidea inf. trifft, lief der Nerv im Allgemeinen in den von mir untersuchten Fällen 60 mal vor dem Stamme und den Aesten der Arterie, 81 mal hinter dem Stamme und den Aesten der Arterie, 82 mal zwischen den Aesten der Arterie und 5 mal zeigte er ganz besondere eigenthümliche Verhältnisse. Diese 5 Fälle werde ich später besonders aufführen. Bezüglich der Geschlechter geordnet, verlief der Nerv bei Männern rechterseits 17 mal, linkerseits 7 mal vor der Arterie; rechterseits 15 mal, linkerseits 29 mal hinter derselben; rechterseits 32 mal, linkerseits 21 mal zwischen den Aesten der Arterie; bei Weibern verlief der Nerv rechterseits 24 mal, linkerseits 12 mal vor der Arterie; rechterseits 14 mal, linkerseits 23 mal hinter derselben; rechterseits 13 mal, linkerseits 16 mal zwischen den Aesten derselben.

Die Rr. pharyngei des N. recurrens gehen meistens von dem Nerven aus, bevor derselbe noch die A. thyreoidea inf. getroffen hat, und ziehen sich vor oder hinter dem Stamme oder den Aesten, oder zwischen den Aesten der Arterie gegen die hintere Wand des Schlundkopfes in die Höhe. Jedoch gehen sie auch oftmals, während der N. recurrens zwischen den Aesten der Arterie verläuft, von dem Nerven selbst oder seinen Endästen, oder nach der Kreuzung des Nerven mit der A. thyreoidea inf., von dem Stamme oder von den Endästen aus.

Obwohl aus dem eben Gesagten sich ergiebt, dass der N. recurrens bei Männern öfter zwischen den Aesten der A. thyreoidea inf. liegt, als vor oder hinter derselben; bei Weibern öfters hinter oder vor der Arterie, als zwischen den Aesten derselben; ferner, dass der Nerv beim männlichen Geschlechte zwischen den Aesten der Arterie rechts 11 mal öfter als links gelegen war; bei dem weiblichen Geschlechte hinter der Arterie links 9 mal öfter als rechts, vor derselben rechts 12 mal öfter als links, so ist dennoch die Lage des Nerven, je nach den verschiedenen Arten des Verlaufes und der Verzweigung der A. thyreoidea inf., bei beiden Geschlechtern und auf beiden Körperseiten sehr verschieden. Solche Fälle, in denen der Nerv bei beiden Geschlechtern beiderseits ganz dasselbe Verhalten zur A. thyreoidea inf. gehabt hätte, habe ich niemals gefunden;

Digitized by Google

Fälle, wo er bei einem und demselben Geschlechte auf beiden Körperseiten ganz gleich verlief, bei dem männlichen Geschlechte nicht mehr als 3 mal, beim weiblichen nur 2 mal.

Sonach ergiebt die Lage des N. recurrens zur A. thyreoidea inf., wenn man es genauer unterscheiden und je nach den Arten des Verlaufes und der Verzweigungen der Arterie, bei beiden Geschlechtern und auf beiden Körperseiten nach meinem Befunde classificiren will, die folgenden Arten:

Tabelle über das Verhalten des N. recurrens zur A. thyreoidea inferior.

1. Der N. recurrens kreuzt den Stamm der A. thyreoidea inf.:
   a) Der N. recurrens verläuft anfangs parallel dem Stamm der Arterie an ihrer medialen Seite, kreuzt das Gefäss nahe der Theilungsstelle desselben und geht dabei vor der Arterie weg. Fig. 8. (27 Fälle, 11 Männer [9 r., 2 l.], 16 Weiber [12 r., 4 l.].)
   b) Der N. recurrens kreuzt die A. thyreoidea inf. nahe der Theilungsstelle, geht dabei hinter der Arterie weg. Fig. 12. (29 Fälle, 12 Männer [4 r., 8 l.], 17 Weiber [8 r., 9 l.].)
2. Der N. recurrens kreuzt die Theilungsäste der A. thyreoidea inf.:
   a) Der Nerv liegt an der vorderen Seite der Arterienzweige (Fig. 2 (10 Fälle, 4 Männer [rechts], 6 Weiber [3 r., 3 l.).
   b) Der Nerv liegt an der hinteren Seite der Arterienzweige. Fig. 10 (37 Fälle, 21 Männer [7 r., 14 l.], 16 Weiber [5 r., 11 l.]).
   c) Der Nerv liegt bei der Kreuzung derart, dass der obere Theilungsast der Arterie vor, der untere hinter ihn zu liegen kommt. Fig. 7. (50 Fälle, 33 Männer [22 r., 11 l.], 17 Weiber [11 r., 6 l.]).
   d) Der Nerv liegt bei der Kreuzung so, dass der untere Theilungsast der Arterie vor ihm, der obere hinter ihm weggeht. Figg. 1. u. 11. (25 Fälle, 15 Männer [8 r., 7 l.], 10 Weiber [2 r., 8 l.].)
3. Der N. recurrens kreuzt sich nur mit einem Theilungsast der A. thyreoidea inf.:
   a) Kreuzung mit dem unteren Theilungsast so, dass der Nerv vor demselben liegt (23 Fälle, 9 Männer [4 r., 5 l.], 14 Weiber [5 r., 9 l.]).
   b) Kreuzung mit dem unteren Theilungsast, so dass der N. recurrens hinter demselben liegt (15 Fälle, 11 Männer [4 r., 7 l.], 4 Weiber [1 r., 3 l.]).
   c) Kreuzung mit dem unteren Theilungsast, derart, dass der Nerv von den Arterienzweigen umfasst wird (7 Fälle, 5 Männer [2 r., 3 l.], 2 Weiber [links]).

Digitized by Google

Aus der mitgetheilten Uebersicht der Lage des N. recurrens zur A. thyreoidea inf. ergiebt sich, dass das Verhältniss des N. recurrens zur A. thyreoidea inf. im Allgemeinen bei dem weiblichen Geschlechte mehr veränderlich ist als bei dem männlichen Geschlechte, bei dem letzteren auf der rechten Seite eine grössere Variabilität besteht als links, während bei Weibern das Umgekehrte der Fall ist. Freilich gehören, dass bemerke ich ausdrücklich, noch weit grössere Ziffern dazu, um dies als eine allgemein gültige Thatsache annehmen zu lassen.

Die fünf Fälle, in denen der N. recurrens ein ganz besonderes Verhalten zur A. thyreoidea inf. zeigte, und von denen ich einen Fall beim Manne auf der linken Seite, die übrigen beim Weibe auf der rechten Seite angetroffen habe, führe ich hier im Einzelnen auf:

1) Beim Manne in einem Falle, wo die A. thyreoidea inf. in ihrem absteigenden Stücke sich in zwei Aeste theilte, zerfiel der N. recurrens, bevor er die Arterie kreuzte, in zwei Endäste, die, den unteren Theilungsast der Arterie umfassend, mit den Zweigen des oberen Astes weiter verliefen (Fig. 3).

2) Beim Weibe in einem Falle, wo die A. thyreoidea inf. in ihrem zweiten Bogenstück sich in zwei Aeste theilte, zerspaltete der N. recurrens sich an der Stelle, wo der obere Ast der Arterie in Zweige sich auflöste, gabelförmig in Endäste, und die Arterienzweige lagen in der Gabel (Fig. 6).

3) Ferner beim Weibe in einem Falle, wo die A. thyreoidea inf. von ihrem ersten Bogenstücke an rasch in mehrere kleine Zweige sich auflöste, stieg der N. recurrens zwischen den Verzweigungen der Arterie hindurch, und drang in den M. laryngopharyngeus ein, ohne sich in Endäste zu theilen (Fig. 5).

4) Beim Weibe in einem Falle, wo die A. thyreoidea inf. in ihrem absteigenden Stücke sich in Aeste theilte, verlief der N. recurrens allein in der Trachealfurche und drang in den M. laryngopharyngeus ein, ohne die beiden Rr. thyreoidei der Arterie zu erreichen und sich in Endäste zu theilen (Fig. 4).

5) Beim Weibe in einem Falle, wo die A. thyreoidea inf. drei Bogen bildete und nach der dritten Bogenbildung unverästelt in die Schilddrüse eintrat, stieg der N. recurrens vor dem Stamme der Arterie, dann vor der Seitenfläche der Schilddrüse und dann wieder vor dem Stamme derselben Arterie hinauf uad drang in den M. laryngopharyngeus ein, ohne sich in Endäste zu theilen (Fig. 9).

Digitized by Google

Anhang.

Lage des N. sympathicus zur A. thyreoidea inferior.

Da die Lage des N. sympathicus zur A. thyreoidea inf. für den Chirurgen, welcher die Unterbindung jener Arterie vornimmt, von derselben Wichtigkeit ist, wie die Lage des N. recurrens zur A. thyreoidea inf., so ist es mir passend geschienen, die Aufmerksamkeit auch auf dieses Verhältniss hinzulenken.

Führer[1] hat den Grenzstrang des Halssympathicus hinter der A. thyreoidea inf. gefunden und sagt: „Der Stamm des Nervus (Halssympathicus) bisweilen doppelt, hinter der A. thyreoidea inf. angelangt, bildet im Winkel der Umbiegungsstelle (der Arterie) das zweite Ganglion".

Auch Luschka[2] und Henle[3] haben den Strang des Halssympathicus, der die Verbindung des oberen Cervicalganglions oder des mittleren Cervicalganglions mit dem unteren herstellt, hinter der A. thyreoidea inf. gefunden.

Dagegen hat M. Velpeau[4] den N. sympathicus als vor der A. thyreoidea inf. liegend angemerkt.

Auch Streckeisen[5] hat berichtet, dass „nicht nur der oder die Rami cardiaci, sondern auch der Grenzstrang des Sympathicus vor der A. thyreoidea inf. vorüberziehen kann".

In den meisten der von mir darauf untersuchten Fälle verlief der Strang des Halssympathicus, der die Verbindung des oberen Cervicalganglions oder des mittleren Cervicalganglions (im Falle seiner Existenz) mit dem unteren herstellt, öfter vor der A. thyreoidea inf., als hinter derselben, wie dies bereits in den von Drobnik[6] beobachteten Fällen constatirt worden ist. Aber ich habe, entgegen Drobnik, die Schlitzbildung des Stranges des Halssympathicus so oft doch nicht gefunden, wie sie von ihm gesehen worden ist. In den von mir in Bezug auf dieses Verhältniss untersuchten ca. 17 Fällen habe ich zweimal den Grenzstrang beiderseitig vor der A. thyreoidea inf., sechsmal rechterseits vor der Arterie, dreimal linkerseits vor der Arterie, und nur dreimal rechterseits hinter dieser vorüberziehen

---

[1] *Handbuch der chirurgischen Anatomie.* Berlin 1857. I. Abth, S. 370.

[2] *Die Anatomie des menschlichen Halses.* Tübingen 1862. S. 426.

[3] *Handbuch der Nervenlehre des Menschen.* 1879. 2. Aufl. S. 605.

[4] *Abhandlung der chirurgischen Anatomie.* Weimar 1826. I. Abth. S. 195.

[5] Beitrag zur Morphologie der Schilddrüse. *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie.* 1886. Bd. CIII. S. 158.

[6] Topograpisch-anatomische Studien über den Halssympathicus. *Dies Archiv.* 1887. S. 349.

Digitized by Google

sehen. Nur einmal theilte der Grenzstrang sich oberhalb der A. thyreoidea inf. in zwei Aeste, die sich unterhalb derselben Arterie wieder vereinigten.

Auch möchte es für den Chirurgen von Wichtigkeit sein, den Procentsatz der Fälle zu kennen, wo das Ganglion cervicale medium s. thyreoideum fehlte oder vorhanden war. Es haben bis jetzt sowohl die bekannten Handbücher der systematischen Anatomie als auch die Handbücher der chirurgischen und topographischen Anatomie keine besonderen Angaben über dieses Verhältniss gemacht. Nur Luschka[1] merkt an: „Das Ganglion cervicale medium wurde etwa in einem Drittel der von mir darauf untersuchten Leichen vermisst.“

Ich habe das Ganglion unter den von mir auf dieses Verhältniss hin untersuchten ca. 17 Fällen nur fünfmal gefunden, unter denen einmal das Ganglion direct vor dem ersten Bogenstücke der A. thyreoidea inf., einmal vor dem oberen Theile des aufsteigenden Stückes der Arterie, einmal vor der Stelle, wo die A. cervicalis ascendens von dem gemeinschaftlichen Stamme der Arterie und der A. thyreoidea inf. abging; einmal direct unterhalb der Concavität des ersten Bogens der A. thyreoidea inf., einmal endlich hinter und oberhalb der Convexität des ersten Bogens der Arterie.

[1] *Die Anatomie des menschlichen Halses.* Tübingen 1862. S. 426.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XXI.)

Fig. 1. Mann, linke Seite. Theilung des aufsteigenden Stückes der A. thyreoidea inferior (keine Bogenbildung). Der N. recurrens liegt bei der Kreuzung so, dass der untere Theilungsast der Arterie vor ihm, der obere hinter ihm weggeht. *tcv* Gemeinschaftlicher Stamm der A. thyreoidea inf. *ti* und der A. cervicalis ascendens *cva*. *rs*, *ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens.

Fig. 2. Mann, rechte Seite. Theilung während der ersten Bogenbildung der A. thyreoidea inf. (der Stamm bildet einen Bogen). Der N. recurrens liegt bei der Kreuzung an der vorderen Seite der Theilungszweige der Arterie. *I* aufsteigendes Stück. *II* erster Bogen der Arterie. *rs*, *ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens. *rp* Ramus pharyngeus des N. recurrens.

Fig. 3. Mann, linke Seite. Theilung des absteigenden Stückes der A. thyreoidea inf. (der Stamm bildet einen Bogen). Der N. recurrens zerfällt, bevor er die Arterie kreuzt, in zwei Aeste, die, den unteren Theilungsast der Arterie umfassend, mit den Zweigen des oberen Astes weiter verlaufen. *I* aufsteigendes Stück. *II* erstes Bogenstück. *III* absteigendes Stück der Arterie. *rs*, *ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens. *rp* Ramus pharyngeus desselben.

Fig. 4. Weib, rechte Seite. Theilung des absteigenden Stückes der A. thyreoidea inf. (der Stamm bildet einen Bogen). Der N. recurrens verläuft allein in der Trachealfurche und dringt in den M. laryngopharyngeus ein, ohne die beiden Rr. thyreoidei der Arterie zu erreichen. *ttcv* Truncus thyreocervicalis. *mmi* Ursprung der A. mammaria int. aus demselben Truncus. *ts* A. transversa scapulae. *cvs* A. cervicalis superficialis. *cva* A. cervicalis ascendens. *I* aufsteigendes Stück. *II* erstes Bogenstück. *III* absteigendes Stück der A. thyreoidea inf. *rs*. *ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens. *rp* Ramus pharyngeus desselben. *lp* M. laryngopharyngeus.

Fig. 5. Weib, rechte Seite. Zerfall des Stammes der A. thyreoidea inf. in viele Aeste (der Stamm bildet einen Bogen). Der N. recurrens steigt zwischen den Verzweigungen der Arterie auf. *ti* Stamm der A. thyreoidea inf. *nr* N. recurrens.

Fig. 6. Weib, rechte Seite. Theilung der A. thyreoidea inf. während der Bildung des zweiten Bogens (die Arterie bildet zwei Bogen). Der N. recurrens theilt sich an der Stelle, wo der obere Ast der Arterie in Zweige sich auflöst, gabelförmig in Endäste, und die Arterienzweige liegen in der Gabel. *I* aufsteigendes Stück. *II* erstes Bogenstück. *III* absteigendes Stück. *IV* zweiter Bogen der A. thyreoidea inferior. *rs*, *ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens.

Fig. 7. Mann, rechte Seite. Theilung der A. thyreoidea inf. nach der zweiten Bogenbildung (die Arterie bildet zwei Bogen). Der N. recurrens liegt bei der Kreuzung derart, dass der obere Theilungsast der Arterie vor, der untere hinter ihn zu liegen

Digitized by Google

kommt. *I* aufsteigendes Stück. *II* erstes Bogenstück. *III* absteigendes Stück. *IV* zweites Bogenstück der A. thyreoidea inf. *rs, ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens. *rp* Ramus pharyngeus desselben.

Fig. 8. Weib, rechte Seite. Die A. thyreoidea inf. bildet zwei Bogen und theilt sich nach der zweiten Bogenbildung. Der N. recurrens kreuzt die Arterie nahe der Theilungsstelle, geht dabei vor dem Arterienstamm weg. *I* aufsteigendes Stück. *II* erstes Bogenstück. *III* absteigendes Stück. *IV* zweites Bogenstück der A. thyreoidea inf. *rs, ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens. *rp* Ramus pharyngeus desselben.

Fig. 9. Weib, rechte Seite. Die A. thyreoidea inf. bildet drei Bogen und tritt nach der dritten Bogenbildung unverästelt in die Schilddrüse ein. Der N. recurrens steigt vor dem Stamme der Arterie, dann vor der Seitenfläche des Seitenlappens der Schilddrüse und dann wieder vor dem Stamme derselben Arterie hinauf. *I* aufsteigendes Stück. *II* erstes Bogenstück. *III* absteigendes Stück. *IV* zweites Bogenstück. *V* zweites aufsteigendes Stück. *VI* dritter Bogen der A. thyreoidea inf. *nr* N. recurrens. *rp* Ramus pharyngeus desselben. *Gt* Rechter Seitenlappen der Schilddrüse. *lp* M. laryngopharyngeus.

Fig. 10. Weib, linke Seite. Schlingenbildung des ersten Bogenstückes der A. thyreoidea inf. Der N. recurrens liegt bei der Kreuzung an der hinteren Seite der Theilungszweige der Arterie. *I* aufsteigendes Stück. *II* Schlinge der A. thyreoidea inf. *rs, ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens. *rp* Ramus pharyngeus desselben.

Fig. 11. Mann, rechte Seite. Schlingenbildung des zweiten Bogenstückes der A. thyreoidea inf. Der N. recurrens liegt bei der Kreuzung so, dass der untere Theilungsast vor ihm, der obere hinter ihm weggeht. *I* aufsteigendes Stück. *II* erstes Bogenstück. *III* Schlinge der A. thyreoidea inf. *rs, ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens. *rp* Rami pharyngei desselben.

Fig. 12. Mann, linke Seite. Die A. thyreoidea inf. verläuft schräg medianwärts aufsteigend, theilt sich nach der dritten Bogenbildung und der N. recurrens kreuzt die Arterie nahe der Theilungsstelle, geht dabei hinter der Arterie weg. *ttcv* Truncus thyreocervicalis. *mmi* Ursprung der A. mammaria int. aus dem Truncus. *ts* A. transversa scapulae. *cvs* A. cervicalis superficialis. *tcv* Stamm für A. thyreoidea inferior *ti* und A. cervicalis ascendens *cva*. *rs. ri* Ramus thyreoideus sup. und inf. *nr* N. recurrens. *rp* Ramus pharyngeus desselben.

Fig. 13. Weib. Die A. thyreoidea inf. sinistra entspringt aus der A. carotis comm. dextra. *Ct* Schildknorpel. *Gt* Gl. thyreoidea. *t* Trachea. *ab* A. anonyma brachiocephalica. *sd* A. subclavia dextra. *cd, cs* A. carotis comm. dextra und sinistra. *ced, cid* A. carotis ext. dext. und int. dextra. *tsd, tss* A. thyreoidea sup. dextra und sinistra. *tis* A. thyreoidea inf. sinistra. *tim* V. thyreoidea ima.

Fig. 14. Weib. Die A. thyreoidea inf. fehlt auf jeder Seite ganz und ist durch die A. thyreoidea sup. ihrer Seite vertreten. *Ct* Schildknorpel. *Gt* Gl. thyreoidea. *t* Trachea. *cd, cs* A. carotis comm. dextra und sinistra. *ced, cid* A. carotis ext. dextra und int. dextra. *ces, cis* A. carotis ext. sinistra und int. sinistra. *tsd, tss* A. thyreoidea sup. dextra und sinistra.

Digitized by Google

Ueber die Verbesserungsfähigkeit der Mikroskope.

Von

Richard Altmann.

Zweite Mittheilung.

In der ersten Mittheilung[1] war gezeigt worden, inwieweit die Kräfte des Mikroskopes innerhalb der Helmholtz'schen Grenzbestimmung[2] gesteigert werden können. Diese Grenzbestimmung lautet in vollständiger Form für die kleinste unterscheidbare Distanz: $\varepsilon = \frac{1 \cdot 2\,\lambda}{2\,n\,\sin\alpha}$.

Es ist nun von hohem Interesse, die Frage zu erörtern, ob diese Grenzbestimmung wirklich eine absolute genannt werden muss, oder ob es Mittel und Wege giebt, über jene Grenze hinauszukommen.

Die Helmholtz'sche Bestimmung setzt voraus, dass wir es mit einem System brechender Kugelflächen zu thun haben; innerhalb dieser Voraussetzung ist sie unantastbar richtig. Aendert man jedoch die Praemissen und setzt an Stelle der brechenden Flächen die Reflexion, so ergeben sich andere Resultate, wie folgende Betrachtung zeigt.

Bedeutet umstehende Figur einen Durchschnitt durch eine planconvexe Glaslinse, deren Flächen, soweit die parallelen Doppelstriche reichen, mit einem Silberspiegel belegt sind, ist ferner die Dicke der Linse etwas kleiner als die halbe Brennweite der convexen Fläche und befindet sich das Object dicht unterhalb *A*, so ergiebt sich bei homogener Immersion der aus der Figur ersichtliche Strahlengang, bei welchem sowohl die totale als auch die einfache Reflexion an den Silberflächen wirksam ist.

In einer früheren Abhandlung[1] habe ich gezeigt, dass für den Ausdruck der Leistung eines Objectivs der Oeffnungswinkel zwar als bequemes

---

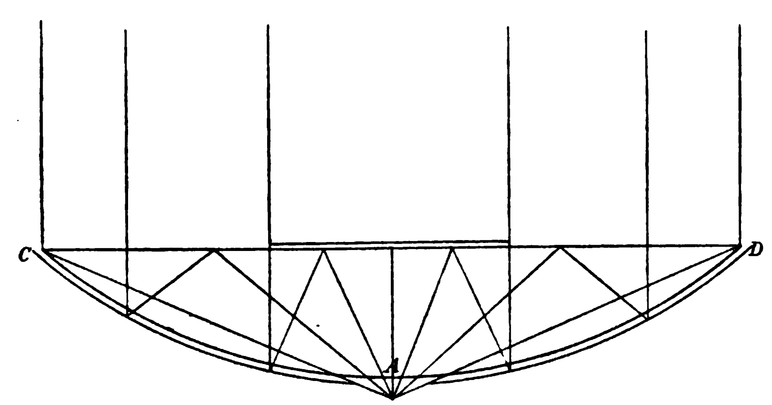
[1] *Dies Archiv.* 1886. S. 64.

[2] Die theoretische Grenze der Leistungsfähigkeit der Mikroskope. Poggendorff's *Annalen.* 1874.

Digitized by Google

Hülfsmittel verwendet werden kann, dass aber in Wirklichkeit der Quotient von Brennweite und halbem Durchmesser maassgebend ist und erst hieraus der Werth des Oeffnungswinkels resultiert.

Eine einfache Berechnung ergiebt nun, dass durch jene Reflexion das Verhältniss von Brennweite und Durchmesser an sich nicht anders wird, als wir es bei brechenden Kugelflächen finden; dagegen tritt bei dem sonst indifferenten Durchgang der Strahlen durch die Fläche *CD* eine Verkürzung der Brennweite ein, und zwar, wie sich leicht nachweisen lässt, im Verhältniss des Index der Glaslinse zum Index der Luft. Es wird demnach die Helmholtz'sche Formel insofern verändert, als statt n das Quadrat dieses Werthes gesetzt werden muss. Nehmen wir statt der Helmholtz'schen Formel das Verhältniss des halben Durchmessers ∂ und



der Brennweite f, so ist bei dem gewöhnlichen Objectiv $\frac{\partial}{f} = n . \sin \alpha'$, bei bem Reflectionsobjectiv $\frac{\partial}{f} = n^2 . \sin \alpha'$.

Es ergiebt sich daraus, dass ein Objectiv, welches bei gewöhnlicher Construction die numerische Apertur 1·35 hat, unter sonst gleichen Bedingungen durch Reflexion etwa die Apertur 2·0 erhalten würde. Durch höhere Indices, auf welche in der ersten Mittheilung hingewiesen wurde, würde bei dem Reflexionsobjectiv die Apertur mit dem Quadrate des Index wachsen.

Ein kleiner Verlust entsteht dadurch, dass im Centrum ein Defect des Strahlenganges nicht wohl vermieden werden kann, doch würde dieser Defect durch richtige Vertheilung der totalen und der einfachen Reflexion an *CD* sehr herabgemindert werden, und ebenso, wenn man den Index der Glaslinse erhöht. Die Correction des Reflexionsobjectivs wäre wegen der mangelnden Chromasie eine leichtere.

[1] Zur Theorie der Bilderzeugung. *Dies Archiv.* 1880. S. 111.

Digitized by Google

Ich muss mich leider vorläufig mit diesen kurzen theoretischen Hinweisen begnügen. Es schien mir jedoch zunächst schon von erheblichem Interesse, nachzuweisen, dass in der sonst richtigen Helmholtz'schen Grenzbestimmung das Ultimatum für die mögliche Leistung des Mikroskopes noch nicht gegeben ist.

Bemerkt sei noch, dass wenn man die obere Fläche *CD* der Glaslinse concav nimmt und die Dicke der Linse danach regulirt, man hierdurch sowohl Verkleinerung des centralen Defects, als auch von vornherein eine wesentliche Herabsetzung der sphärischen Aberration bekommen muss. Es ist vielleicht möglich, dass man durch passende Wahl der Flächen eine annähernd parabolische Wirkung erhält und würde hierdurch nochmals die Apertur im Verhältniss von etwa 3 : 4 erhöht werden; doch habe ich mir bisher auf mathematischem Wege darüber noch nicht klar werden können.

Da die Lichtöffnung bei *A* nur klein sein darf, so ist der Abstand der Linse vom Object nur gering und würde deshalb das Deckgläschen in Wegfall zu kommen haben. Dass dieses für eine erfolgreiche Untersuchung kein Hinderniss ist, habe ich bereits in der ersten Mittheilung auseinandergesetzt.

Digitized by Google

Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen).[1]

Von

Dr. med. Franz Keibel,
Assistenten am anatomischen Institut zu Strassburg i. E.

(Hierzu Taf. XXII—XXV.)

Obwohl die Chorda beim erwachsenen Säugethier eine ganz untergeordnete Rolle spielt, hat sie doch entwicklungsgeschichtlich ein grosses Interesse. Die Lehre von ihrem Entsteheu und Vergehen ist eng verknüpft mit den Theorien der Gastrulation und der Coelomtheorie einerseits, mit der Schädelwirbeltheorie andererseits. Trotz dieser weittragenden Bedeutung der Chordaentwicklung erscheint dieselbe aber noch durchaus nicht aufgeklärt, und die Beobachtungen einer grossen Anzahl bedeutender Forscher lassen sich zum Theil nur schwer mit einander in Uebereinstimmung bringen; zum Theil widersprechen sie einander direct. Besonders sind es Befunde bei Säugethieren, welche sich in die zur Zeit herrschenden Theorien über Gastrulation und die Bildung des Mesoblast nicht einfügen wollen. Während vor noch nicht langer Zeit die Entwicklung der Chorda aus dem Mesoblast bei allen Thiergruppen als durchaus begründet erschien, haben die Entdeckungen von Kowalewski[2] (bei Amphioxus), von Scott und Osborn[3]

[1] Im December 1888 hielt ich über dasselbe Thema im Strassburger naturwissenschaftlich-medicinischen Verein einen Vortrag. Referat darüber vgl. *Deutsche medicinische Wochenschrift.* 1889. Nr. 6. S. 115 und 116.

[2] Kowalewski, Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus u. s. w. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1877. Bd. XIII.

[3] W. B. Scott und H. F. Osborn, On the early development of the common newt. *Quarterly Journal of microsc. science.* 1879. p. 449—475. — On some points in the early development of the common newt. *Studies from the morphologic. Laboratory in the University Cambridge.* 1880. — Gleichzeitig kamen zu demselben Resultat: O. Hertwig, Ueber die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. *Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft für Medicin und Naturwissenschaften.*

Digitized by Google

(bei Amphibien), von Balfour[1] (bei Reptilien) und anderer einen vollkommenen Umschwung angebahnt, der schliesslich durch die glänzende Coelomtheorie der Gebrüder Hertwig[2] vollendet wurde.

Auch für das Säugethier wurde zunächst die Betheiligung des Entoblast an der Chordabildung und schliesslich die völlige Abstammung der Chorda von demselben behauptet; Heape[3] und vorher schon Hensen[4] und Hertwig[5] selbst lässt die Chorda des Kaninchens ganz nach dem Schema des Amphioxus durch Faltenbildung aus dem Entoderm entstehen.

Doch fand die Lehre von dem entoblastischen Ursprung der Chorda auch lebhaften Widerspruch. Kein geringerer als Kölliker[6] sprach sich nach erneuten sorgfältigen Untersuchungen für den rein mesoblastischen Ursprung aus. In demselben Sinne entschied schliesslich Lieberkühn,[7] der eine Zeit lang die Betheiligung des Entoblast an der Chordabildung angenommen hatte, nach Untersuchungen am Meerschweinchen.

Zwischen beiden Lagern steht Bonnet.[8] Er unterscheidet eine ectoblastogene Chordaanlage und einen Chordaentoblast, lässt also beide Keimblätter an der Chordabildung theilnehmen.

Die Verwirrung in der Lehre von der Chorda und der des Mesoblast überhaupt vollzumachen, dazu trägt die Nomenclatur das ihrige bei.

Wohl der grösste Theil der heutigen Embryologen hält den Primitivstreifen des Säugethiereis für homolog dem Blastoporus der Amphibien.

1880, und van Ch. Bambecke, Formation des feuillets embryonnaires et de la notochorde chez les urodèles. *Bulletin de l'académie royale de Belgique.* 2. série. 1880. t. L. Nr. 8.

[1] F. M. Balfour, On the early development of lacertilia together with some observations on the nature and relations of the primitive streak. *Quarterly Journal of microscopical Science.* 1879. p. 421.

[2] O. und R. Hertwig, *Die Coelomtheorie.* Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1880.

[3] Heape, On the germinal layers and early development of the mole. *Proceedings of the Royal Society of London.* 1882. Vol. XXXIII. — The development of the mole. (Talpa europ.) *Quarterly Journal of microscopical Science.* 1883 and 1886.

[4] Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Dies Archiv.* 1876.

[5] Hertwig, z. B. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte.* Jena 1886. S. 97.

[6] A. v. Kölliker, Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. *Sitzungsberichte der Würzburger physikal.-medic. Gesellschaft.* 1883.

[7] Lieberkühn, Ueber die Keimblätter der Säugethiere. *Gratulationsschrift* an Nasse. 1879. *Marburger Sitzungsberichte.* April 1882 und Juli 1882. — Ueber die Chorda bei Säugethieren. *Dies Archiv.* 1882 und 1884.

[8] Bonnet, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. *Dies Archiv.* 1884. — Ueber die Entwickelung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bedeutung der Primitivrinne und des Primitivstreifs bei den Embryonen der Säugethiere. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 105.

Digitized by Google

Auch ich[1] theile diese Ansicht und habe dieselbe neuerdings durch eine Reihe von Beobachtungen zu unterstützen versucht. Aber ein Theil der Autoren geht weiter und sucht ihrer Ueberzeugung nun auch in der Nomenclatur Ausdruck zu geben.

Nach Kupffer's[2] Vorgange bezeichnen Bonnet,[3] Selenka,[4] Fleischmann[5] den Primitivstreifen oder die Primitivrinne als „Urmund", „Urmundstreifen", „Gastrulaleiste" etc. und die Zellen des Primitivstreifens, die nach althergebrachten Begriffen als dem äusseren Keimblatt angehörig, Ectoderm genannt zu werden pflegten, als „Entoderm", „Urentoderm" etc. Diese Benennungen sind aber darum besonders misslich, weil die Bezeichnung Entoderm ja schon seit langer Zeit vergeben ist. Aus der unteren Zelllage der zweischichtigen Säugethierkeimscheibe geht, so ist die landläufige Ansicht, das Darmepithel und die Zellauskleidung des Dottersackes hervor. Auch hat Niemand der Neueren[6] je dagegen Einspruch erhoben; denn Bonnet und Heape, nach denen diese untere Zelllage des zweischichtigen Keimes auch noch zur Bildung des Mesoblast und der Chorda beiträgt, lassen die älteren Angaben insoweit voll in ihrem Recht. Es ist demnach schwer einzusehen, warum man dem unteren Keimblatt die auf gute Gründe gestützte Benennung streitig macht und es zum Dotterblatt oder Paraderm degradirt. Es ist dies Vorgehen um so bedenklicher, als sich der Durchführung der Lehre, aus welcher diese neuen Benennungen geflossen sind, für das Säugethier wenigstens, bis dahin noch unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstellen.

Erst in allerneuester Zeit hat van Beneden,[7] von Untersuchungen am Säugethier ausgehend, für dieses die Lehre von der Gastrulation und Coelomtheorie durchgeführt. Bis dahin begnügte man sich meist, die

---

[1] Keibel, Die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. *Dies Archiv.* 1888.

[2] Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. *Dies Archiv.* 1882 und 1884.

[3] Bonnet, a. a. O.

[4] Selenka, *Studien über die Entwickelungsgeschichte der Thiere.* Wiesbaden 1886 u. s. w.

[5] Fleischmann, *Mittelblatt und Amnion der Katze.* Habilitationsschrift. Erlangen 1887.

[6] Mit Ausnahme vielleicht von van Beneden, auf den ich noch zurückkommen werde.

[7] van Beneden, Erste Entwickelungsstadien von Säugethieren. *Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Berlin.* 1886. — In der Discussion zu Rabl's Vortrag: Ueber die Differenzirung des Mesoderms. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 675. — Demonstration der Tafeln zu seiner Untersuchung über die Blätterbildung, den Chordacanal und die Gastrulation bei Säugethieren (Kaninchen und Vespertilio murinus). *Ebenda.* 1888. S. 709—714.

Digitized by Google

Theorien bis zu den Sauropsiden durchzuführen. Die Eigenthümlichkeiten der Entwicklung bei den Säugern sollen dann eine durchaus befriedigende Erklärung unter der Annahme finden, dass das Ei ihrer Vorfahren gleich dem der Sauropsiden mit reichlichem Dotter versehen war. So sagt auch Rabl,[1] welcher der Gastrulationstheorie der Amnioten eine ganz neue, geistreiche Wendung gegeben hat, nach Besprechung der Reptilien und Vögel: „In ähnlicher Weise lassen sich endlich auch die Verhältnisse bei Säugethieren auffassen." — Es lässt sich nun gewiss nicht verkennen, dass dieser Satz ein gut Theil Berechtigung hat, aber es bleibt doch immerhin erwünscht, auch hier die Verhältnisse genauer zu zergliedern, und so die Rabl'sche Theorie auf ihre Verwendbarkeit für das Säugethierei schärfer zu prüfen.

Rabl hat es auf dem Anatomencongress zu Würzburg unternommen, zu zeigen, wie eine im Laufe der Phylogenie öfter wiederholte Zunahme und Abnahme des Dotters die Gastrulationsformen der verschiedenen Thiertypen erklären lässt. Rabl ist es hier zum ersten Mal gelungen, einen Weg zu zeigen, auf dem man sich den Primitivstreifen der Amniotenkeimscheibe direct aus dem Gastrulamund der Amphibien ableiten kann. Es soll in diesem Falle bei erneuter Dotterzunahme nicht mehr der Blastoporus auseinander gedrängt werden, sondern die vorzugsweise in der ventralen Wand des Darmes auftretende Dotteranhäufung soll den Embryo an der ventralen Seite auseinander drängen. Um uns recht anschaulich auszudrücken, wollen wir sagen, die Gastrula eines Amphibiums[2] (Fig. 48) werde bei *x* durch eine sich an der schraffirten Stelle entwickelnde Dottermasse auseinander gerissen und auf der sich immer mehr vergrössernden Dotterkugel flächenhaft ausgebreitet, wie das etwa Fig. 49 darstellt. *xx* würde dann das sein, was Rabl und Hertwig den Umwachsungsrand des Dotters nennen, und was man früher häufig als Dotterblastoporus zu bezeichnen pflegte. Dabei darf natürlich nicht vergessen werden, dass die Zellen des

---

[1] Rabl, Ueber die Bildung des Mesoderms. *Anatomischer Anzeiger*. 1888. S. 654—661.

[2] Ich setze in den folgenden Ausführungen die gebräuchliche, vor allem durch die Gebrüder Hertwig begründete Auffassung der Gastrulation und Coelombildung bei Amphibien als zu Recht bestehend voraus; doch will ich es nicht versäumen, auf die nachstehend angeführten interessanten Arbeiten von O. Schultze und Roux hinzuweisen, welche hier ausführlich zu discutiren mich zu weit führen würde. O. Schultze, Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. *Gratulationsschrift* für v. Kölliker. Leipzig 1887. Die Entwickelung der Chorda dorsalis von Rana fusca. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*. 1888. S. 325—352. — W. Roux, Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. *Anatomischer Anzeiger*. 1888. S. 697. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Virchow's *Archiv*. Bd. CXIV. 1888.

Digitized by Google

Blastoderms mit dem Dotter organisch zusammen gehören. Der Dotter ist eben keine todte Masse, sondern er ist einem mit Nahrungsstoffen überhäuften Zellklumpen gleich zu setzen. Er ist von Protoplasma durchdrungen und in seinen oberen Schichten finden sich vielfach Kerne. Doch giebt dieser Vorbehalt durchaus keinen Einwurf gegen Rabl's Theorie. Diese lässt sich auch mit Berücksichtigung der wahren Natur des Dotters vollkommen durchführen, und ich habe, wie gesagt, auch nur um die erste Anschauung zu erleichtern, die obige Darstellung gewählt. Jeder, der ihr gefolgt ist, wird zugeben, dass man schliesslich zu demselben Resultate kommt, wenn man statt einer unorganisirten Masse, die sich allmählich ausdehnen soll, einen lebenden Zellcomplex annimmt, welcher mehr und mehr Nahrungsmaterial in sich aufhäuft. Eine andere Frage ist es, ob es für eine derartige Dotteransammlung, welche nicht den Blastoporus, sondern die ventrale Wand des Embryo auseinander drängen soll, schon Beweise in Gestalt von Uebergangsstufen giebt. Mir ist bis dahin eine solche Uebergangsstufe nicht bekannt geworden; doch werden wir wohl in diesem Punkte noch Rabl's ausführliche Mittheilungen abwarten müssen. Vorerst scheint mir Rabl's Hypothese allerdings den einzig möglichen Weg anzuzeigen, auf dem man von der Gastrula der Amphibien zur Primitivstreifen tragenden Keimscheibe der Amnioten, und zwar zunächst der Amnioten mit meroblastischen Eiern, gelangen kann, ohne wie Balfour[1] und Rauber[2] den Rand der Keimscheibe mit einem Theil des Urmundes zu vergleichen. Wie Rabl sein Gastrulationsschema auf das Säugethierei überträgt, hat er, wie schon hervorgehoben, nicht genauer auseinander gesetzt. Einiges weitere Licht auf seine Auffassung wirft aber die Discussion. Strahl hatte in dieser vorzüglich betont, dass bei Meerschweinchenembryonen der Kopffortsatz des Primitivstreifens gegen Ectoblast und Entoblast abgegrenzt und der Zustand, in welchem die Chorda als in den Entoblast eingeschaltet erscheint, erst secundär sei. Hierauf antwortete Rabl, dass er sich allerdings Strahl's Befunde hinsichtlich der Mesodermentwicklung nicht ganz in seinem Sinne zurecht zu legen wisse. Es scheint also demnach, als ob Rabl eine primitive Verbindung von Entoblast und Mesoblast im Bereich des Primitivstreifs nöthig erschienen sei, um seine Theorie auch auf die Säuger übertragen zu können. Wir würden uns daher etwa ein Schema, wie ich es in Fig. 50 gebe, zu denken haben. In demselben würde die Strecke *b a* dem Primitivstreif entsprechen, *b c* dem Kopffortsatz, *c* der

[1] Balfour, *Handbuch der vergleichenden Embryologie* und an anderen Orten.

[2] A. Rauber, *Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere*. Leipzig 1877. — Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens. *Morphologisches Jahrbuch*. 1876. Bd. II. — Die Lage der Keimpforte. *Zoologischer Anzeiger*. 1879. S. 499—503.

Digitized by Google

Stelle, an der der Kopffortsatz von Beginn der Entwickelung an mit dem Entoderm verschmolzen sein soll. Es entsprechen dann in den Figuren 48, 49, 50 die Strecken *b c* augenscheinlich einander. Dagegen ist *c a* (die ventrale Darmwand der Amphibiengastrula in Fig. 48) eine sehr wandelbare Grösse. Dieser Strecke entspricht im Schema des meroblastischen Amnioteneies, wie es Rabl selbst gegeben hat (Fig. 51), die Strecke *c y a*, beim Säugethier der Umfang der ganzen Keimblase + der Strecke *c a*, also in dem Schema *c x x c* + *c a*. Diese Homologisirung wäre sehr wohl denkbar, wenn das Entoderm gleich von Anfang an die ganze Keimblase auskleidete. Dies ist aber nicht der Fall. Die Strecke *c* bis wieder *c* (an der inneren Wand der Keimblase entlang) ist zunächst am Gegenpol (*x x*) lange Zeit, bei manchen Säugern für immer, unterbrochen (z. B. beim Kaninchen nach van Beneden).

In anderer Weise, als ich es hier dargestellt habe, sucht van Beneden die Gastrulationstheorie auf das Säugethierei zu übertragen. Dabei wird freilich nicht ganz klar, wie van Beneden zu der Rabl'schen Theorie steht. Das bedeutungsvollste Moment derselben besteht, wie eben aus einander gesetzt, darin, dass Rabl zur Ableitung der Amniotengastrula aus der Amphibiengastrula bei der erneuten Dotteranhäufung nicht wieder den Gastrulamund auseinander treten lässt, sondern annimmt, dass die ventrale Wand des Embryo auseinander gedrängt werde. Diese Annahme beseitigt den Dotterblastoporus und setzt an seine Stelle den einfachen Umwachsungsrand. Nun sagt zwar van Beneden,[1] dass „il partage pleinement pour tout cequi concerne l'interprétation de la ligne primitive des Amniotes, l'opinion exprimée par Rabl,“ aber wir lesen[2] bei der Erklärung seiner Tafeln über die Blätterbildung, den Chordacanal und die Gastrulation bei den Säugethieren: „Ich theile die Meinung Balfour's, nach welcher die centrale Lage des Urmundes bei den Sauropsiden und den Säugethieren dadurch entstanden ist, dass das Zusammenwachsen der Ränder der Keimscheibe, woraus das Archenterom auch bei den Selachiern durch Einstülpung sich bildet, immer frühzeitiger stattgefunden hat, so dass die archenterische Anlage bei den jetzigen Amnioten von Anfang an central entsteht.“ Nimmt v. Beneden diese Lehre Balfour's an, so weiss ich nicht, wie er da um den Dotterplastoporus Balfour's herumkommt; denn eben die von van Beneden adoptirte Anschauung führt Balfour zu der Annahme, dass der Blastoporus der Sauropsiden eigentlich aus drei Theilen besteht (cf. sein Handbuch p. 260): „1. aus dem neurenterischen Canal, 2. aus dem dahinter liegenden Primitivstreif und 3. aus dem Dotterblastoporus an dem vom Embryo

[1] van Beneden, *Anatomischer Anzeiger*. 1888. S. 675.
[2] *Ebenda*. 1888. S. 713.

Digitized by Google

abgewendeten Pol des Dottersackes." — Doch da van Beneden an anderer Stelle betont, dass das zweiblätterige Stadium der Säugethiere der Gastrulation vorangeht, und Gastrulation von Epibolie scharf trennt, muss er wohl die von mir angedeutete Schwierigkeit für nicht so belangreich halten, wie sie mir erscheint. Jedenfalls wollen wir es versuchen, uns auch van Beneden's Ansicht über die Gastrulation der Säuger, so weit als möglich deutlich zu machen.

Van Beneden's eigene Untersuchungen an Kaninchen und Fledermäusen hatten ihn gelehrt, dass die Verbindung zwischen Kopffortsatz und Entoderm eine secundäre ist; ebenso hatte van Beneden selbst zuerst hervorgehoben, dass beim Kaninchen der Entoblast, nicht die ganze Höhle des Eis, umwächst. Demgemäss vermeidet er auch in seiner Auffassung der Gastrulation des Säugethiereis die beiden von mir angedeuteten Einwürfe. Er kommt zu dem Schlusse:

„Que le canal notochordal est homologue au tube digestif, à l'archenteron des Anamniotes et que la gastrulation des Amniotes réside dans la formation du Kopffortsatz, l'ébauche de l'archenteron; enfin que la cavité blastodermique des Mammifères et la couche qui la délimite représentent morphologiquement le vitellus nutritif, qu'elle est de par son origine un espace intracellulaire et qu'elle ne peut être comparée au tube digestif des Anamniotes. Elle ne se met que secondairement en communication avec l'archenteron (canal notochordal)."[1]

Hiernach scheint es fast, als ob van Beneden, und darauf habe ich schon oben hingewiesen, den definitiven Darm der Säuger nicht allein aus der unteren Zelllage des zweischichtigen Keimes, sondern auch aus dem Chordacanal ableiten wollte. Vielleicht sind seine Thesen 3 und 4 so zu deuten.[2] In ihnen sagt er: (3°) „La voute seule du canal engendre la notochorde. (4°) La plaque notochordale se continue latéralement dans la portion superficielle du mésoblaste, l'assise profonde du mésoblaste se continue avec le plancher du canal notochordal, dans lequel débouchent par conséquent les fentes coelomiques."

Jedenfalls ist hier ausgesprochen, dass nur die obere Wand des Chordacanals (La voute seule) zur Chorda wird. Etwas eingehender sind dann die Mittheilungen van Beneden's, mit denen er die Demonstration der Tafeln für seine Untersuchungen über die Blätterbildung, den Chordacanal und die Gastrulation bei Säugethieren begleitet.[3] Doch auch hier erfahren wir nicht genau, ob und in wieweit der definitive Darm der Säuger

---

[1] *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 675.
[2] *Ebenda.* 1888. S. 675.
[3] *Ebenda.* S. 709—714.

Digitized by Google

aus den den Chordacanal auskleidenden Zellen abzuleiten ist. Van Beneden sagt da, „dass die Chordahöhle dem Archenterom oder dem Darmcanal (der Anamnia) entspricht.“ Das Archenterom der Säugethiere öffne sich nur in späteren Entwickelungsstadien in die Blastodermhöhle, die also nicht ursprünglich der Darmhöhle entsprechen kann, aber den fehlenden Dotter ersetzt. Wir erfahren dann weiter, „dass das sogenannte zweiblättrige Stadium der Säugethiere der Gastrulation, d. h. der Einstülpung, die man von der Epibolie auseinander halten muss, vorangeht, und dass die zwei Schichten, resp. dem Ectoderm und dem Entoderm des Amphioxus nicht entsprechen“. „Das sogenannte zweiblättrige Stadium der Keimblase der Säugethiere entspricht dem Blastulastadium der Amphibien. Die obere Schicht nenne ich Blastophor (Keimschicht, Formation germinative); sie ist der oberen gefurchten Halbkugel der Amphibien homolog. Die untere Schicht, der unteren, weniger gefurchten Halbkugel der Amphibien entsprechend, heisse ich Lecithophor.“ Nach dieser letzten Homologie dürfte nur die untere Wand des Darmes aus den Zellen, welche man beim zweischichtigen Säugethierei gewöhnlich als Entoderm bezeichnet, hervorgehen.

Doch wollen wir, bevor wir in die Discussion der van Beneden'schen Sätze eintreten, versuchen, uns seine Gastrulationstheorie an Schematen klar zu machen.

Wir müssen hier von der Amphibienblastula ausgehen (Fig. 52). Ihr entspricht nach van Beneden der zweiblätterige Säugethierkeim (Fig. 53). Die Furchungshöhle *FH* würden wir bei der Säugethiergastrula zwischen unterer und oberer Keimschicht zu suchen haben. Dieselbe ist in der That nicht nachzuweisen und nur ideell, doch soll sie im Schema der Klarheit wegen angedeutet werden. Die Zellen unterhalb der Keimhöhle wären in beiden Fällen Lecithophor, die dorsalwärts gelegenen Blastophor.

Fig. 54 zeigt dann wiederum die Amphibiengastrula. Bei derselben will ich gleich hier hervorheben, dass die ventrale Wand des Archenteroms vom Lecithophor gebildet wird.

Nun werden wir auch hier gut thun, nicht direct vom Amphibium zum Säuger überzugehen, sondern die Schemata der Sauropsiden einzuschalten. Hier würde nun Fig. 55 das Blastulastadium der Amnioten mit meroblastischen Eiern zeigen. Es ist dies Stadium wichtig, weil in dieser Gruppe die Furchungshöhle zwischen oberer und unterer Keimschicht nicht wie bei den Säugern rein hypothetisch ist. Duval[1] ist es nämlich gelungen, in seinen sowohl in Darstellung als in Methode vorzüglichen Arbeiten einen Spaltraum dort nachzuweisen, wo theoretisch die Furchungs-

---

[1] Duval, De la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. *Annales des sciences naturelles.* 1884. Sixième série. Zoologie. T. XVIII.

Digitized by Google

höhle erfordert wird. Indem ich es mir vorbehalte, auf Duval's Theorien an einem anderen Orte einzugehen und ihre Bedeutung auch für das Säugethierei hervorzuheben, käme ich sofort zur Sauropsidengastrula, wie man sich dieselbe nach van Beneden's Theorie vorzustellen hätte. Um nun aber bei dem Schema einer Sauropsidengastrula durch die bei Vögeln und Reptilien recht abweichenden Verhältnisse nicht in's Gedränge zu kommen, habe ich dasselbe durch die Gastrula eines idealen Protamnioten ersetzt (Fig. 56). Die Eintheilung des Dotters in Zellterritorien mit Kernen wählte ich, um die Höhle der Säugethierkeimblase durch das Auftreten von intercellulären (intracellulären nach v. Beneden) Räumen aus dem Schema ableiten zu können. So können wir, von cänogenetischen Verhältnissen weniger beengt, unsere Vergleiche vornehmen. In Fig. 56 wäre wiederum *b* der dorsale Rand des Urmundes, *a* der ventrale. Zwischen beiden befindet sich ein Gebilde *D*, welches dem Dotterpropf der Amphibien homolog sein soll, und die Strecke *ba* wäre auf dem Wege, sich zum Primitivstreifen der Säuger (und Sauropsiden) umzubilden. Zwischen dem Dotterpropf *D* und der dorsalen Urmundlippe ist der Eingang zum Urdarm zu suchen. Die dorsale Wand des Urdarms *bc* wäre der dorsalen Wand des Urdarms der Amphibiengastrula homolog zu setzen und gehörte zum Blastophor; die ventrale Wand *ca* müsste der ventralen Wand des Urdarms entsprechen und demnach wie jene dem Lecitophor angehören.

Um nun von den Protamnioten zum Säuger zu kommen, müssen wir nach van Beneden in der Masse des Lecithophor intracelluläre Höhlen entstehen lassen. Dieselben sollen dann zusammenfliessen und eine grosse Höhle bilden. So weit kommen wir, wenn wir den deutlich ausgesprochenen Worten van Beneden's folgen. Doch liegt in dem, was van Beneden annimmt, mehr, als er direct ausspricht. Die entstehende Höhle bleibt nicht intracellulär (meiner Meinung nach würde bei van Beneden immer für intracellulär besser intercellulär zu setzen sein). Die Zellen, welche die ventrale Wand dieser zunächst intracellulären Höhle auskleideten, müssen schwinden oder zur Seite gedrängt werden. Dann kommen wir zur Gastrula des Säugethiers, wie sie sich van Beneden vorstellt (Fig. 57) oder doch vorstellen müsste; denn wie wir später sehen werden, stimmt das Schema, auf das wir so gekommen sind, mit van Beneden's eigenen Angaben über die thatsächlichen Verhältnisse bei Kaninchen und Fledermaus nicht überein. Sehen wir aber vorerst davon ab und versuchen wir unser Schema mit der Amphibiengastrula zu vergleichen. Bei dieser Vergleichung würden wir nun hier augenscheinlich ebenso zu verfahren haben, wie bei der Vergleichung der Amphibiengastrula mit der idealen Protamniotengastrula. Es müssten demnach homolog sein die dorsale Wand des Archenteroms beim Säuger und beim Amphibium, also die beiden in Figg. 54 und 55 mit *bc*

Digitized by Google

bezeichneten Strecken, ebenso die ventralen Wände des Archenteroms, mit eingerechnet den Dotterpropf *D*. Gehen wir nun einen Schritt weiter in der Vergleichung, so müssen wir auch hier, wie wir schon zuvor die ventrale Wand des Archenteroms in der Amphibiengastrula, also die Strecken *ca*, inclusive des Dotterpropfes dem Lecithophor zurechneten, die Strecke *ca* bei den Säugern sammt der Zellmasse, welche den Boden der Primitivrinne einnimmt, dem Lecithophor zutheilen. Hier steht nun aber schon bei einer solchen rein theoretischen Prüfung van Beneden's Theorie im Widerspruch mit sich selbst, denn mir scheint nach van Beneden's Auseinandersetzungen die untere Wand des Chordacanals sammt dem Boden des Primitivstreifs, also dem Dotterpropf, dem Blastophor zugetheilt werden zu müssen. Doch sehen wir auch hiervon ab, so tritt uns sogleich eine andere Schwierigkeit entgegen. Bei der Amphibiengastrula gehen die Zellen der ventralen Archenteromwand ohne Abgrenzung in die weiter ventralwärts gelegenen Zellen über. Bei der Säugethiergastrula wäre das gleiche zu verlangen. Dies widerspricht aber van Beneden's eigenen Behauptungen, dass der Kopffortsatz des Säugethierkeimes erst secundär in Verbindung mit der unteren Keimschicht treten soll.

So sehen wir also, dass die van Beneden'sche Lehre in sich selbst schwere Widersprüche birgt. Dazu kommt dann ferner, dass uns van Beneden den Beweis dafür durchaus schuldig geblieben, dass nun wirklich die untere Schicht des zweischichtigen Säugethierkeimes und die Keimhöhle desselben mit der Bildung des definitiven Darms der Säuger nichts zu thun hat. Freilich hat sich van Beneden gescheut, diesen Satz klar und deutlich auszusprechen; aber er folgt aus einer consequenten Durchführung seiner Theorie, oder man müsste annehmen, dass der definitive Darm der Amnioten und speciell der Säuger dem Darm der Anamnia nicht homolog zu setzen sei. Ich wüsste auch nicht, wie er sonst den Chordacanal allein dem Archenterom der Anamnia vergleichen kann oder gar die vom Entoderm ausgekleidete Höhle der Säugethierkeimblase einen intracellulären Raum nennen darf. Glücklicherweise haben wir hierin eine Handhabe, um die Haltbarkeit der van Beneden'schen Lehre auch auf eine exacte Weise zu prüfen.

Es erwachsen also bei dem heutigen Stand der Chorda- und Gastrulafrage zwei Aufgaben für eine neue Untersuchung der Säugethierentwickelung. Zunächst ist noch einmal zu prüfen, ob der Kopffortsatz des Säugethiereies mit dem Entoderm eine Verbindung eingeht oder nicht. Lässt sich sicher feststellen, dass eine solche Verbindung nicht vorhanden ist oder doch erst secundär eintritt, so ist es, wie Rabl selbst zugegeben hat, noch nicht möglich, die Homologie zwischen irgend einem Stadium des Säugethiereies und der Gastrula niederer Wirbelthiere, z. B. der Amphibien-

Digitized by Google

gastrula, vollkommen durchzuführen. — Mit demselben Schlage fällt, wie ich mich oben zu zeigen bemüht habe, eigentlich auch schon die van Beneden'sche Theorie, aber wir können dieselbe auch noch in anderer Weise prüfen: Es bleibt zu untersuchen, wie sich der definitive Darm der Säuger zu dem Zellmaterial des Chordacanals einerseits, andererseits zu der unteren Keimschicht des zweiblättrigen Säugethierkeims zu van Beneden's Lecithophor verhält. Dabei wäre es von besonderem Interesse, festzustellen, ob die Höhle des definitiven Darmcanals der Säuger von der Höhle der Säugethierkeimblase abstammt. Lässt sich zeigen, dass die Zellen der unteren Lage des zweiblätterigen Säugethierkeims an dem Aufbau des definitiven Darmrohrs, und zwar vor allem der dorsalen Wand desselben, theilnehmen, dass die Höhle der Säugethierkeimblase, wenn auch nur theilweise, unzweifelhaft zur Bildung der Höhle des definitiven Darms beiträgt, so ist es damit gelungen, die van Beneden'sche Theorie nicht nur auf ihrem eigentlichen Felde, dem der Speculation, sondern auch ganz exact durch Beobachtungen zu widerlegen; denn, um das hier noch einmal deutlich auszusprechen, nach der van Beneden'schen Lehre dürfte die untere Keimschicht des zweiblättrigen Säugethierkeimes nicht einmal zum Aufbau der ventralen Darmwand beitragen — vorausgesetzt immer, dass der Amphibiendarm im ganzen dem Darm der Säuger homolog zu setzen ist. Viel weniger wäre es natürlich noch zulässig, dass die Höhle der Säugethierkeimblase als eine intracelluläre Höhle zur Darmhöhle wird.

In vielen Punkten fällt diese Untersuchung mit der Untersuchung darüber zusammen, auf welche Weise sich die Chorda aus dem Verband des Entoblast löst. Gerade diese Frage ist aber bis dahin recht stiefmütterlich behandelt worden, und doch ergiebt ihre Bearbeitung auch nach anderer Hinsicht noch recht bemerkenswerthe Resultate. Man muss dabei genau die ursprüngliche vordere Grenze der Chorda feststellen, und wenn man mit dieser die vordere Grenze des Medullarrohrs vergleicht, so macht man die interessante Entdeckung, welche schon an dieser Stelle angedeutet sein mag, dass die Chorda ursprünglich bis zum vorderen Ende der Medullarplatte reicht. Untersuchen wir dann weiter noch, inwieweit die primitive Gehirnbasis der definitiven entspricht, so ergiebt sich aus diesen Betrachtungen und Untersuchungen ein verlockender Ausblick auf die Lorelei der Phylogenie, die Schädelwirbeltheorie. — Einige Bemerkungen über die Hypophyse und die Theorien ihrer Entstehung müssen sich schliesslich unausbleiblich an die Besprechung der definitiven Gestaltung des vorderen Chordaendes knüpfen.

Aus dem eben Auseinandergesetzten ergiebt sich, dass meine Arbeit in zwei Theile zerfällt. Zunächst handelt es sich um die Frage der Entstehung der Chorda, resp. des Kopffortsatzes bei Kaninchen und Meer-

Digitized by Google

schweinchen, insbesondere darum, ob bei dieser Entstehung das Entoderm betheiligt ist. Im zweiten Abschnitt der Arbeit soll behandelt werden, aus welchen Quellen das Epithel und weiter die Höhle des definitiven Darms abzuleiten ist, ferner die Ausschaltung der Chorda aus dem Entoderm, die Beziehungen der Chorda zu Medullarrohr und Hypophyse.

Das Material, welches zu meinen Untersuchungen gedient hat, bestand zum grössten Theil in Meerschweinchen- und Kaninchenembryonen, die sich in manchen Punkten glücklich ergänzen. Aus der Umkehr der Keimblätter wird man gegen die Zulässigkeit des Meerschweinchens nach den Entdeckungen Kupffer's[1] und Selenka's[2] keinen Einwurf mehr machen können. Ich darf hier wohl einfach auf die Arbeiten dieser Autoren verweisen, ohne mich des näheren auf diese Frage einzulassen. Gerade das Meerschweinchen halte ich übrigens für vorzüglich für unsere Untersuchung der Bildung des Kopffortsatzes und der Mesodermbildung überhaupt geeignet. Mit nur einiger Geschicklichkeit kann man bei dieser Thiergattung die Keimscheibe freilegen, ohne dass man sie oder ihre Umgebung irgend einer Zerrung oder einem besonderen Druck aussetzt und vortrefflich *in situ* erhärten. In späteren Stadien macht sich bei den Meerschweinchen die starke Krümmung über die dorsale Seite unangenehm geltend, weil es dann z. B. nicht mehr möglich ist, den Embryo so zu orientiren, dass bei einer Querschnittserie wirklich überall reine Querschnitte herauskommen. In diesen Stadien treten für eine Zeit lang Kaninchenembryonen in erfreulicher Weise ergänzend ein. In noch späteren Stadien muss man dann für beide Thierarten Serien, die in verschiedener Weise für die verschiedenen Körperregionen orientirt sind, zu Rathe ziehen. — Ausser den Embryonen von Säugern standen mir noch solche von Huhn, Lacerta agilis und muralis, Tropidonotus natrix und Torpedo ocellata zum Vergleich zu Gebote; doch habe ich die vergleichenden Untersuchungen bis dahin noch nicht abgeschlossen und sollen dieselben hier nicht weiter berücksichtigt werden.

Zur Härtung wandte ich fast durchgehend Kleinenberg'sche Flüssigkeit (Pikrinschwefelsäure) nach Selenka's Vorgange mit Zusatz von einem Drittel 1 % Chromsäure an. Gefärbt habe ich zum grössten Theil mit alkoholischem Boraxcarmin und salzsaurem Alkohol. Theilweise wandte ich noch eine Nachfärbung mit Pikrinsäure an, wie ich[3] dies schon in einer früheren Arbeit genauer beschrieben habe.

[1] C. Kupffer, Das Ei von Arvicula arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben. *Sitzungsberichte der königl. bayrischen Academie der Wissenschaften.* 1882. V. S. 621.

[2] E. Selenka, *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Thiere.* Wiesbaden. Heft 1 u. 3.

[3] F. Keibel, Die Entwickelungsgeschichte am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. *Dies Archiv.* 1888.

Digitized by Google

Die mit allen üblichen Cautelen in Paraffin eingebetteten Embryonen wurden in Schnittserien (von $^1/_{100}$ mm Dicke) zerlegt. Zum Theil habe ich sie mit Orientirungsmarken versehen. Doch brauchte ich für meine Zwecke hier noch nicht zur Plattenmodellirmethode zu greifen. In der Combination von drei oder höchstens vier Schnitten, welche des öfteren nöthig wurde, genügte die von Kastschenko angegebene Methode des definirenden Zeichnens. Auf einzelne Figuren, die auf diese Weise gewonnen sind, soll an der entsprechenden Stelle hingewiesen werden.

Die von mir angewandte Nomenclatur schliesst sich an die von Alters her gebräuchliche an, wie sie z. B. auch im Kölliker'schen Handbuch angewandt wird. Die Gründe dafür habe ich schon eingangs angedeutet, und die weitere Arbeit soll, wie ich hoffe, denselben noch mehr Gewicht geben. Ich nenne also die obere Schicht des zwei- und dreischichtigen Säugethierkeims in ihrer ganzen Ausdehnung äusseres Keimblatt oder Ectoderm, das untere Keimblatt des zweischichtigen Keims, das auch im dreischichtigen Keim zunächst unverändert in seiner Lage bleibt, nenne ich Entoblast oder Entoderm. Die Ausdrücke Kopffortsatz, Chordacanal, canalis neurentericus dürften kaum zu Missdeutungen Veranlassung geben. Auch wird sich im Laufe der Arbeit zeigen, was ich darunter verstehe.

Wende ich mich nun zum ersten Theil meiner Arbeit, zur ersten Anlage der Chorda, d. h. zur Bildung des Kopffortsatzes, so werde ich mich hier um so mehr kurz fassen können, als meine Resultate vollkommen mit einer unter Strahl's Leitung ausgeführten Untersuchung von Carius[1] übereinstimmen. Bei aller Kürze dürfte es aber unmöglich sein, die Darstellung der Gesammtentwickelung in ihren Hauptzügen zu umgehen. Denn es ist eben unmöglich, aus der Entwickelung eines Organismus diejenige eines Organs rein und sauber herauszuschälen und für sich darzustellen. Die Schilderung, welche ich hier von der allgemeinen Entwickelung gebe, beruht durchweg auf eigenen Beobachtungen, insofern ich nur das beschreibe, was auch ich gesehen habe. Doch kann ich natürlich aus Gründen der Darstellung nicht bei jeder Thatsache, welche ich anführe, alle Autoren citiren, welche dieselbe vor mir gesehen, und ich halte mich dazu berechtigt, hiervon abzusehen, unbeschadet der grossen Verdienste, welche vor allen Lieberkühn, Kölliker, Hensen, van Beneden, Selenka, Strahl und andere haben. Auch auf die Discussion der etwa streitigen Punkte werde ich, sofern sie nicht mein eigentliches Thema betreffen, nicht eingehen.

Beim Kaninchen kann ich einfach vom Stadium des zweischichtigen Keimes (ich sehe hier von der Rauber'schen Deckschicht ab) ausgehen.

[1] F. Carius, *Ueber die Entwickelung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen.* Dissertation. Marburg 1888.

Digitized by Google

Die anfangs runde Keimscheibe wird beim Kaninchen im Laufe des sechsten Tages erst oval, dann birnförmig. Der spitze Pol dieser Birne hebt sich bald als opaker Knopf gegen die übrige Keimscheibe ab. Von diesem Knopf aus bildet sich der Primitivstreifen hervor, der der einzige Bildungsheerd des Mesoblast ist, und wie wir gleich hier einfügen wollen, bleibt. Auf dem Primitivstreifen tritt später die Primitivrinne auf; doch nimmt dieselbe nicht die ganze Länge des Primitivstreifens ein. Vielmehr lässt sie das vordere und hintere Ende des Primitivstreifens frei, an welchen Stellen sich der Primitivstreifen leicht verdickt und so den vorderen Knopf oder den Hensen'schen Knoten und den Endknopf bildet.

Das hintere Ende des Primitivstreifens wollen wir hiermit, nachdem wir nur noch erwähnt haben, dass sich im hintersten Theil sehr früh schon die Stelle des definitiven Afters zeigt, verlassen, und uns zum Vorderende wenden. Von diesem, dem Hensen'schen Knoten, sieht man im Flächenbilde bald eine keilförmige Trübung cranialwärts vorwachsen. Auf Quer- und Längsschnittserien kann man sich überzeugen, dass diese schon im Flächenbilde deutliche Trübung aus ziemlich dicht gestellten, rundlichen Zellen besteht, welche zwischen dem Ectoderm und dem Entoderm liegen und mit ihrem vorderen Ende unmerklich in das Entoderm übergehen. Ich war nicht so glücklich wie Kölliker, van Beneden und Lieberkühn, ein Stadium zu finden, wo der Kopffortsatz des Kaninchens noch frei zwischen Ectoderm und Entoderm lag.[1] Doch spricht auch nichts in meinen Praeparaten dafür, dass sich das Entoderm an der Bildung des Kopffortsatzes betheilige. Es fanden sich an der Verbindungsstelle so gut wie keine Karyokinesen, und die Verschmelzung allein kann nicht für einen Beweis angesehen werden, dass sich das Entoderm an der Bildung des Kopffortsatzes betheiligt.

Das Resultat ist also ein rein negatives. Mir ist bis jetzt das Stadium, auf das es ankommt, entgangen, und man ist nur zu dem Schlusse berechtigt, dass dasselbe ein sehr kurzes ist, nicht, dass es fehlt. Wenn daher bei anderen Thierarten ein freier Kopffortsatz noch nicht gefunden ist, so werden wir eben auch daran denken müssen, dass die Zeit, in welcher ein solcher freier Kopffortsatz zu finden ist, oft eine sehr kurze ist.

Vergleichen wir hiermit die Entwickelung des Meerschweincheneies, so finden wir klarere Verhältnisse. Das Stadium des Meerschweincheneies, welches dem zweischichtigen Keimbläschen des Kaninchens entspricht, sieht allerdings zunächst ganz anders aus. — Wie das Schema (Fig. 58) zeigt, ist das Entoderm (*En*) vollständig eingestülpt. Das Ectoderm (*Ect*), soweit es dem Ectoderm auf der Keimscheibe und den an-

[1] Dies glückte mir erst nach Abschluss der Arbeit uud zwar in zwei Fällen.


Digitized by Google

grenzenden Theilen entspricht (von der Rauber'schen Deckschicht wollen wir auch hier absehen), ist zu einem soliden Klumpen zusammengeballt und liegt dem tiefsten Theil des eingestülpten Entoderms auf. In dem Ectodermklumpen, den man vor noch nicht zu langer Zeit für das ganze Ei zu halten geneigt war, tritt nun, von Beginn an excentrisch gelegen, eine Höhlung auf (Fig. 59). Schon durch diese excentrische Lage wird vorderes und hinteres Ende des späteren Embryo kenntlich. Die Stelle, welcher die Höhlung am meisten genähert ist, wird zum Hinterende der Keimscheibe. In der Folge wächst die Höhle ziemlich beträchtlich, behält aber dabei ihre gleichmässige, runde Gestalt nicht bei, sondern wird oval, sendet ausserdem eine fingerförmige Ausbuchtung nach dem hinteren Ende vor. Die in Rede stehende Höhle ist die beim Meerschweinchen auf so eigenthümliche Weise gebildete Amnionhöhle (*Amnh*). Auf dem hinteren Theil der Keimscheibe bildet sich der Primitivstreifen, vom Primitivstreifen aus der Mesoblast. Auch hier können wir auf dem Primitivstreifen alsbald die Primitivrinne entstehen sehen. Ebenso wie beim Kaninchen entsteht ein vorderer oder Hensen'scher Knoten; der Endknopf wird durch die frühzeitige und massige Allantoisanlage verwischt, doch entsteht auch beim Meerschweinchen im hinteren Ende des Primitivstreifens der After, wenn auch wohl in etwas anderer Weise als beim Kaninchen.

Vom Hensen'schen Knoten aus wächst nun cranialwärts der Kopffortsatz. Der Kopffortsatz aber liegt hier zunächst vollkommen frei zwischen Ectoblast und Entoblast, wie denn in diesem Stadium überhaupt an keiner Stelle des Meerschweincheneies ein Zusammenhang von Mesoblast und Entoblast annehmbar erscheint. Die Bilder sprechen hier so deutlich, dass man jeden Gedanken daran sofort von sich weisen kann. Ebenso wenig ist, wie hier gleich eingeschaltet werden mag, daran zu denken, dass das Blut etwa vom Entoblast abzuleiten wäre.

Später tritt dann an der Spitze des Kopffortsatzes eine Verschmelzung des Mesoblast mit dem Entoderm ein. Wir erhalten dann Bilder, ganz wie ich sie für das Kaninchen beschrieben habe. Im Kopffortsatz selbst aber tritt ein deutlicher Canal auf, der Chordacanal. Die untere Wand dieses Canals öffnet sich gegen die Entodermseite hin durch einen axial verlaufenden Spalt. Der Spalt tritt auseinander und die Chorda ist in das Entoderm eingeschaltet, oder da wir noch nicht untersucht haben, dass die Chorda allein aus den Wandungen des Chordacanals hervorgeht, so wollen wir vorsichtiger sagen, dass eben diese Wandungen in das Entoderm eingeschaltet werden. Auch wenn ich oben sagte, dass der Chordacanal sich durch einen Spalt nach der ventralen Seite öffne, so ist das insofern nicht ganz genau, als die Oeffnung des Canals nicht in seiner ganzen Ausdehnung zugleich und continuirlich geschieht. Man kann vielmehr leicht Stadien

Digitized by Google

beobachten, in welchen der Chordacanal an einzelnen Stellen geöffnet, an anderen noch geschlossen ist.

Eine Eröffnung durch zwei Spaltöffnungen, wie sie van Beneden für Kaninchen und Fledermaus (Vespertilio murinus) angiebt, nämlich durch eine vordere quergestellte und eine hintere longitudinale, konnte ich nicht erkennen. Van Beneden sagt darüber:[1] „Le canal s'ouvre secondairement dans la cavité blastodermique par deux orifices: l'un antérieur transversal, siègeant sous le proencéphale, l'autre longitudinal intéressant à la fin, toute la longueur du plancher du canal notochordal. Par suite de la formation et l'extension progressive de cette fente longitudinale, le canal notochordal se confond avec la cavité blastodermique."

Wahrscheinlich bezieht sich diese Darstellung hauptsächlich oder allein auf Vespertilio murinus; bei Kaninchen erscheint mir dieselbe durchaus nicht zutreffend, und wie schon gesagt, finde ich sie auch für Meerschweinchen nicht bestätigt.

Es bliebe hier noch hinzuzufügen, dass es mir in einem Fall gelungen ist, ein deutliches Rudiment einer dorsalen Oeffnung des Chordacanals aufzufinden. Ich habe die betreffenden Praeparate in einer früheren Arbeit[2] genauer beschrieben und dort auf die betreffende Litteratur und die Bedeutung des Befundes hingewiesen.

Bevor wir jetzt zur weiteren Darstellung der Chordaentwickelung schreiten, muss noch einmal hervorgehoben werden, dass meine Untersuchungen gezeigt haben, dass der Kopffortsatz des Meerschweinchens ein rein mesoblastisches Gebilde ist. Wir fanden beim Meerschweinchen ein Stadium, in dem nirgends, auch nicht an der Spitze des Kopffortsatzes, irgend eine Verbindung des Mesoblast mit dem Entoblast besteht. Ich befinde mich bei diesen Beobachtungen, wie schon gesagt, in Uebereinstimmung mit Lieberkühn, Strahl und Carius. Für das Kaninchen gelang es mir nicht, die Beobachtungen von Kölliker, Lieberkühn und van Beneden zu bestätigen. Es steht zu vermuthen, dass hier das Stadium des freien Kopffortsatzes nur ausserordentlich kurze Zeit dauert. In späteren Stadien giebt das Kaninchen analoge Bilder wie das Meerschweinchen. Eine Betheiligung des Entoblast an der Bildung der Chorda lässt sich aus diesen Bildern durchaus nicht ableiten. Ziehen wir hierzu die bei anderen Säugethieren gemachten Beobachtungen heran, so lassen diese sich sehr wohl mit unseren Beobachtungen vereinigen. Für die Fledermäuse (V. murinus) betont van Beneden die rein mesodermale Natur des Kopffortsatzes. Er sagt:

„Tout le Kopffortsatz procède de l'extrémité céphalique de la ligne

[1] *Anatomischer Anzeiger*. 1888. S. 675.

[2] A. a. O. *Dies Archiv*. 1888.



primitive; il ne se soude que secondairement avec la couche interne.“ Für die Raubthiere hat Fleischmann sich erst kürzlich ganz unzweideutig ausgesprochen. In seiner Arbeit: „Mittelblatt und Amnion der Katze“ finden wir S. 6:

„Der Kopffortsatz ist ausschliesslich vom Mesoblast gebildet, und obwohl manche Forscher angeben, dass derselbe mit dem Entoblast innig verlöthet sei und an dieser Stelle der Entoblast wirklich mesoblastische Zellen bildet, so konnte ich mich doch nicht überzeugen, dass die platten Entoblastzellen die passive Rolle einer Bekleidung des mesoblastischen Kopffortsatzes aufgäben, um activ an seinem Wachsthum sich zu betheiligen.“

Sogar Bonnet stimmt in seiner Arbeit über die Entwickelung der Wiederkäuer sachlich zunächst vollkommen damit überein. Er betont S. 195: „Der Knoten“, so nennt Bonnet den Primitivstreifen im ersten Stadium seines Auftretens, „hängt mit dem Entoblast nicht zusammen“, und in Fig. 30 bildet er eine vom Ectoblast und Entoblast gleich gut getrennte Anlage des Kopffortsatzes „der ectoblastogenen Chordaanlage“ ab. Es scheinen also diese Stadien des Wiederkäuerembryo durchaus dieselben Bilder zu geben, als sie auch das Meerschweinchen darbietet. Auf Bonnet's[1] Lehre von dem entoblastogenen Mesoblast kann ich hier leider nicht weiter eingehen. Weder bei Kaninchen noch bei Meerschweinchen kommt etwas derartiges vor, und selbst die eigenen Bilder Bonnet's haben mich nicht überzeugt. Mir ist bei ihnen immer der Verdacht aufgestiegen, dass durch Faltungen, welche in der geschnittenen Keimscheibe vorhanden waren, der Zusammenhang von Entoblast und Mesoblast vorgetäuscht sein konnte. Dass man, wenn Falten in der Keimscheibe aufgetreten sind, in der That Bilder, wie sie Bonnet abbildet, erhält — davon konnte ich mich oft genug überzeugen, und nach der Schilderung Bonnet's müssen solche Faltungen beim Schafei schwer zu vermeiden sein. Jedenfalls aber sind Bonnet's Beobachtungen nicht geeignet, Rabl's oder van Beneden's Hypothese zu stützen. Sie würden, wenn sie sich bestätigen sollten, nur noch eine weitere schwere Complication für unser Problem bedeuten, und ich glaube daher für diesmal auf Bonnet's Angaben nicht weiter eingehen zu brauchen.

Wir haben also dieselben Verhältnisse bei Vertretern aus den verschiedensten Säugethierklassen: bei Nagern mit und ohne Kleimblätterumkehr, bei Raubthieren, bei Cheiropteren, selbst bei Wiederkäuern. Hierbei verdient hervorgehoben zu werden, dass unter den genannten Thieren die Entwickelung des Meerschweinchens und des Kaninchens, weil eben das Material relativ leicht zu beschaffen, jedenfalls mit die am besten durch-

[1] R. Bonnet, a. a. O.

Digitized by Google

forschten sein dürften, und dass gerade hier eine ganze Zahl selbständiger Forscher unabhängig von einander zu demselben Resultate gekommen sind. Diese Thatsache gewinnt sogar noch dadurch an Gewicht, dass Kölliker, Lieberkühn und van Beneden zunächst eine entoblastogene Entstehung der Chorda vertreten hatten. Dem gegenüber stehen nun die Beobachtungen von Heape[1] am Maulwurfe, und werde ich mich mit diesen hier noch abfinden müssen.

Heape bezeichnet die Chorda kurzweg als ein Gebilde des Hypoblast. Der Mesoblast des Primitivstreifs soll nach Heape überhaupt nicht nach vorn wachsen, sondern nur den Mesoblast der Allantois, keinen Theil des eigentlichen Embryo, bilden. Der Mesoblast des Embryo soll vielmehr ebenso wie die Chorda aus dem Hypoblast hervorgehen. Da ich selbst bisher keine Gelegenheit hatte, Maulwurfembryonen zu untersuchen, kann ich ja Heape's Angaben nicht ohne weiteres für falsch erklären. Nur muss ich hervorheben, dass die Bilder, welche uns Heape giebt, nicht geeignet erscheinen, seine Behauptungen zu beweisen. Zudem ist es von grösstem Gewicht, dass es Lieberkühn, was Heape entgangen zu sein scheint, gelungen ist, auch beim Maulwurf einen rein mesoblastischen Kopffortsatz zu finden. Nachdem Lieberkühn zunächst nur Keimscheiben gefunden hatte, in denen der Kopffortsatz fest mit dem Entoblast verschmolzen war, beschreibt er in seiner Arbeit: „Ueber die Chorda bei Säugethieren" von 1882 auch für den Maulwurf eine Keimscheibe, in der der Kopffortsatz gegen den Entoblast abgegrenzt ist. Lieberkühn sagt S. 425: „In Fig. 46 ist ein Querschnitt durch den Kopffortsatz einer (jüngeren) Keimscheibe des Maulwurfs abgebildet; der Kopffortsatz hatte bei derselben eben die Mitte überschritten, war also noch sehr kurz. Auffallend ist, dass der Entoblast sich so bestimmt abgrenzt gegen den Mesoblast, so dass der Schein einer Verdickung desselben nicht entsteht" etc.

Ich glaube, man wird mir recht geben, wenn ich hier Lieberkühn mehr vertraue, als Heape. Sieht man schon von der hohen Autorität, welche Lieberkühn sicher als einem der sorgfältigsten Forscher gerade auf diesem Gebiet gebührt, ab, so ist doch das Gewicht eines klaren positiven Befundes gegenüber zweideutigen Bildern, sicher ausschlaggebend.

Wenn ich mich jetzt zum zweiten Theil meiner Arbeit wende, so will ich wiederum eingangs die allgemeine Entwickelung wenigstens in soweit skizziren, als dies zum Verständniss der folgenden Betrachtungen dringend nöthig ist. Auch hier mag das Kaninchen beginnen.

Nachdem der Primitivstreifen die Höhe seiner Entwickelung erreicht hat, ist die zunächst ins Auge fallende Erscheinung die Anlage der Me-

---

[1] A. a. O.

Digitized by Google

dullarplatte und der primitiven Medullarrinne. Vor dem Hensen'schen Knoten tritt eine ziemlich breite, opake Platte auf, welche über der Längsaxe des Embryo bald eine Rinne zeigt; diese Rinne beginnt hinter dem vorderen Ende der Platte und verstreicht, indem sie allmählich an Breite zunimmt, gegen den Hensen'schen Knoten. Die Platte ist die erste Anlage des Centralnervensystems, die Rinne die primitive Medullarrinne. Betrachtet man eine derartige Keimscheibe bei durchfallendem Licht, so erscheint auf ihr entsprechend der Rinne ein hell durchscheinender, vorne spitzer, nach hinten sich ganz allmählich verbreiternder Streif. Derselbe wird, wie man auf Schnitten leicht erkennen kann, dadurch hervorgerufen, dass in der in Rede stehenden Region das Ectoderm und die in das Entoderm eingeschaltete Chorda dicht aneinander liegen. Auch ist hier das Ectoderm selbst meist etwas verdünnt. Mehr noch aber als der stärkeren Ectodermlage verdankt die Keimscheibe ihr opakes Aussehen zu beiden Seiten der Mittellinie ziemlich starken Mesodermlagen. In diesen Mesodermmassen treten dann weitere Gliederungen ein. Durch eine der Sagittalebene des Embryo parallelen Sonderung trennen sich die Mesodermmassen der Stammzone von denen der Parietalzone. In der Stammzone wiederum bilden senkrecht zur Sagittalebene verlaufende Theilungen die Urwirbel. Dagegen theilt sich das Mesoderm der Parietalzone in ein äusseres und inneres Blatt, und lässt so die Coelomhöhle entstehen, deren cranialer Theil zu der anfangs paarig angelegten Pericardialhöhle wird. Schon sehr früh aber communiciren die beiden Theile der späteren Pericardialhöhle vor dem Vorderende des Embryo mit einander. Das Herz selbst verdankt seine Entstehung Faltungsvorgängen des visceralen Blattes des Pericardialmesoblastes und ist zunächst vollkommen paarig angelegt Auf dem Flächenbilde erscheint, wenn die Herzanlagen erst deutlich geworden sind, der Embryo wie ein Krug mit zwei Henkeln.

Während diese Vorgänge sich im Mesoderm abspielen, hat auch die Medullarplatte sich weiter ausgebildet. Zunächst erscheint ihr vorderer Theil, aus dem sich später das Gehirn entwickelt, stark verbreitert; dann tritt in demselben Theil, lange vor dem Schluss des Medullarrohrs, eine Gliederung in die drei Gehirnabschnitte auf, welche den drei sogenannten Gehirnbläschen entsprechen. Ebenso legen sich schon sehr frühzeitig die Augen an, zunächst nicht wie beim Hühnchen als Augenbläschen, sondern als löffelförmig vertiefte, seitliche Ausladungen der Medullarplatte. Doch müssen wir gerade auf diesen Punkt später noch einmal ausführlich zurückkommen. Inzwischen hebt sich das Kopfende des Embryo mehr und mehr von der Keimblase ab, und wir könnten uns nun, nachdem so wenigstens die gröbsten allgemeinen Entwickelungsvorgänge des Kaninchenembryo in diesem Stadium charakterisirt sind, zur weiteren Entwickelung des Primitiv-

Digitized by Google

streifens, des Entoderms und der Chorda wenden. Doch dürfte es, glaube ich, für die Darstellung erspriesslicher sein, wenn wir hier gleich die kurze Schilderung der entsprechenden Entwickelungsstadien des Meerschweinchens anschliessen. Es werden sich dann die weiteren Untersuchungen ungezwungener gruppiren lassen, und wir werden im allgemeinen, nachdem wir die Praeparate beider Thiere hinter einander besprochen haben, die Schlüsse, welche aus den Beobachtungen zu ziehen sind, zusammen abmachen können, und so lästigen und ermüdenden Wiederholungen aus dem Wege gehen. Zudem ist die Entwickelung des Meerschweinchens in diesen Stadien der des Kaninchens im allgemeinen ausserordentlich ähnlich. Zum Theil sehr ins Auge fallende abweichende Bildungen, wie z. B. die Anlage der Allantois, haben für uns keine Bedeutung. Die Ausbreitung des Mesoderms, wenigstens im Embryonalbezirk, die Bildung der Stamm- und Parietalzone wie der Urwirbel ist die gleiche, ebenso die der Medullarplatte, der Gehirn- und Augenbläschen, des Coeloms und des Herzens. Wesentliche Modificationen werden nur durch eine zu der in Rede stehenden Zeit bald stärker und stärker hervortretende Krümmung über die dorsale Seite bedingt. Wie wir später sehen werden, wirkt diese vorübergehende dorsale Krümmung sehr wesentlich auf die Gestaltung des Vorderdarms und der Chorda ein.

Doch können wir uns nun zu unserem eigentlichen Thema, der Chorda, wenden.

Wir haben im vorigen Abschnitte gesehen, wie die Chorda zunächst einen rein mesodermalen Ursprung hat; ihre erste Anlage haben wir im Kopffortsatz des Primitivstreifens gefunden, und festgestellt, dass der Kopffortsatz erst secundär in Beziehung zum Entoderm tritt. Nachdem aber jetzt nach Bildung und Eröffnung des Chordacanals die Chorda in das Entoderm eingeschaltet ist, tritt aufs neue die Frage an uns heran, woher das Zellmaterial, welches das weitere Wachsthum der Chorda bedingt, herstammt. Es könnte jetzt ja das Entoderm sehr wohl zum Auswachsen der Chorda beitragen, und in der That ist das behauptet worden (Gerlach, Hoffmann, Heape). Doch wollen wir, bevor wir näher auf unseren speciellen Fall eingehen, kurz die verschiedenen Möglichkeiten eines weiteren Wachsthums betrachten. Das Wachsthum eines Zellcomplexes kann im einfachsten Falle durch Volumzunahme seiner einzelnen Zellen — von Quellungserscheinungen ist hierbei abzusehen — erfolgen. Doch ist dieser einfachste Fall in der Entwickelungsgeschichte so selten, dass man ihn gewöhnlich ganz ausser Acht lässt und zunächst an ein mit Zellvermehrung verbundenes Wachsthum denkt. Viele gehen darin so weit, dass sie schliesslich allein die Zellvermehrung im Auge behalten und die Zeichen der Zellvermehrung, die Kerntheilungsbilder, ohne Weiteres als Beweis für

Digitized by Google

ein statthabendes Wachsthum auffassen. Das ist nun nicht zulässig, denn um ein reelles Wachsthum hervorzubringen, ist eben Volumzunahme nothwendig, welche noch dazu in den meisten Fällen, obwohl nicht nothwendig, mit Assimilation neuer Materie verknüpft sein wird.

Ein anderer Vorgang, den man gewöhnlich als Wachsthum bezeichnet, und der auch gerade bei der Chordaentwickelung eine grosse Rolle spielt, besteht einfach in einer Umordnung des Zellmaterials. Man ist in der Entwickelungsgeschichte geneigt, wenn man beobachtet, wie aus einem Zellstabe von, sagen wir 1 mm, ein Zellstab von einer Länge von 5 mm hervorgeht, von einem Wachsthum, im angeführten Falle z. B. von einem Längenwachsthum zu reden. Sieht man sich aber die Sache näher an, so braucht von einem wirklichen Wachsthum, d. h. einer Volumzunahme des in Rede stehenden Zellcomplexes gar nichts vorzuliegen. Das sogenannte Längenwachsthum kann dadurch hervorgerufen sein, dass die vorliegenden Zellen sich anders gruppiren, was also hier an Länge gewonnen wurde, ist an Tiefe und Breite eingebüsst. Recht augenscheinlich werden solche Fälle, wenn zu der einfachen Umlagerung der Zellen noch eine Vermehrung derselben hinzutritt, die dann natürlich mit einer Verkleinerung derselben Hand in Hand gehen muss. Wenn man in Betracht zieht, dass die schon recht weit entwickelten Embryonen mancher Thiere, z. B. die der Amphibien, nicht grösser sind als die Eizelle, aus der sie sich entwickeln, so wird es einleuchten, eine wie grosse Rolle der eben geschilderte Process in der Entwickelungsgeschichte spielt.

Diesen beiden Formen von Wachsthum, dem Wachsthum nämlich durch Zellvermehrung, verbunden mit Volumzunahme und dem Pseudowachsthum durch Zellumlagerung mit oder ohne Zellvermehrung steht das Wachsthum durch Anlagerung neuen Materials, sagen wir einmal gleich neuer Zellen, gegenüber. Man nennt diese Art des Wachsthums das Wachsthum durch Apposition; das ersterwähnte Wachsthum ist ein Wachsthum durch Intussusception, und die dritte Form des Wachsthums, welche uns hier interessirt, das Scheinwachsthum durch Zellumlagerung mit oder ohne Zellvermehrung, will ich kurz als Pseudowachsthum bezeichnen.

Betrachten wir nun das Wachsthum der Chorda von den soeben gewonnenen Gesichtspunkten aus, so finden wir, dass während ihrer Entwickelung alle drei Formen des Wachsthums zur Geltung kommen. Das interstitielle Wachsthum scheint dabei jedenfalls die geringste Rolle zu spielen. Bei Embryonen, welche sonst in allen Keimblättern reichliche Zelltheilungen erkennen lassen, finden wir solche in der Chorda nur recht spärlich. Doch sie kommen immerhin vor, und da wir dabei eine merkliche Abnahme der Zellgrösse nicht constatiren können, haben wir bei der

Digitized by Google

Chorda ein richtiges Wachsthum durch Intussusception vor uns. Doch interessirt uns diese Art des Wachsthums bei der Chorda zunächst am wenigsten, und wollen wir uns damit begnügen, es einfach constatirt zu haben. Viel wichtiger ist schon das Wachsthum durch Umlagerung der Zellen, unser Pseudowachsthum, für die Chorda. Für die Säugethiere gilt im grossen und ganzen dasselbe Gesetz, welches C. K. Hoffmann[1] für die Vögel ausgesprochen hat. Die Mächtigkeit der Chorda nimmt, wenn man vom Caudalende des Embryo cranialwärts weiterschreitet, successive ab. Dabei sind allerdings beim Säugethier die Verhältnisse nicht ganz so gleichförmig wie bei den Vögeln. Besonders am cranialen Ende der Chorda findet hier eine so hochgradige Ausziehung der Chorda — so darf man wohl sagen — statt, dass dieselbe stellenweise nur 1—2 Zellen stark ist (Figg. 2 a u. b, 4 a u. b). Auf eine andere Reihe von Zellumordnungen in der Chordaanlage werde ich, da sie nicht in erster Linie mit dem Wachsthum zu thun haben, bei der Ausschaltung der Chorda näher einzugehen haben.

Ein ganz interessantes Beispiel hierfür geben die Figg. 1—4 a u. b. Dieselben stellen Querschnitte durch einen Kaninchenembryo mit 12 Urwirbelpaaren dar (L. $3^1/_2$ mm).

Im cranialen Ende des Embryo ist die Chorda noch nicht vom Entoderm getrennt, aber in lebhaftem Sonderungsprocesse begriffen (Fig. 1 a, b). Auf das Wie dieser Sonderung werden wir später einzugehen haben. Eine Anzahl (5) Schnitte caudalwärts davon (Fig. 2 a u. b) ist die Chorda deutlich gegen das Entoderm abgegrenzt, aber sehr klein. Sie besteht nur aus zwei Zellen. Einige (4) Schnitte weiter (Fig. 3 a u. b) ist dagegen die Chorda recht stattlich. Sie besteht aus sechs Zellen, um dann bald wieder (Fig. 4 a u. b) ganz schmächtig zu werden. Ein solcher Wechsel in dem Caliber der Chorda findet öfter und sichtlich ohne irgend eine Regelmässigkeit statt. Mit der Metamerie des Embryo hat derselbe sicher nichts zu thun.

Wir kommen zu der für die Chorda unzweifelhaft wichtigsten Wachsthumsart, nämlich zum Wachsthum durch Apposition. Hier können wir zunächst ein appositionelles Wachsthum von den beiden Seiten her ausschliessen. Ein solches wäre ja denkbar zunächst von Seiten des Mesoderms, aber mit diesem tritt die Chorda, nachdem sie einmal in das Entoderm eingeschaltet, in gar keine Verbindung mehr; wir brauchten diesen Modus des Wachsthums nicht weiter in Betracht zu ziehen. Ich muss mich in dieser Beziehung vor allem gegen den Gebrauch wenden, welchen

---

[1] C. K. Hoffmann, *Die Bildung des Mesoderms, die Anlage der Chorda dorsalis* u. s. w. Amsterdam 1883.

Digitized by Google

O. Hertwig[1] in seinem Lehrbuch von einem Heape'schen[2] Bilde macht. In der Heape'schen Abbildung sind die Grenzen der Chorda gegen den Mesoblast nicht scharf gezeichnet. Hertwig aber führt in der betreffenden Copie den schwarz gehaltenen Mesoblast zwischen Chorda und Entoderm (Enteroderm Goette) bis zum Lumen der Darmhöhle heran. So erhält er natürlich eine Abbildung, auf welche sich das Schema der Coelomtheorie vorzüglich anwenden lässt. Aber solch eine Abbildung ist nicht das, was sie doch an ihrer Stelle sein soll, ein Beweis nämlich für die Coelomtheorie. Derartige Bilder kommen bei Kaninchen und Meerschweinchen sicher nicht vor und auch die Heape'sche Abbildung vom Maulwurf darf kaum in dieser Weise ausgelegt werden.

Schwieriger schon als die seitliche Apposition von Mesoblastelementen ist eine derartige Betheiligung von Entodermelementen an der Chordabildung auszuschliessen. Die Grenzen der eingeschalteten Chordaanlage und des seitlich davon liegenden Entoderms verschwinden nämlich stellenweise vollkommen, und wenn nun nach längerer oder kürzerer Zeit die Ausschaltung der Chorda aus dem Entoblast eintritt, genügt nicht etwa der Nachweis, dass nur so viel oder gar weniger Zellen als ursprünglich in das Entoderm an der entsprechenden Stelle eingeschaltet waren, jetzt ausgeschaltet werden. Hat doch inzwischen ein beträchtliches Längenwachsthum des Embryo und bei dem geringen interstitiellen Wachsthum der Chorda vermuthlich eine nicht unerhebliche Dehnung derselben, ein Pseudowachsthum, stattgefunden. Für die Beurtheilung dieser Verhältnisse müssen uns dann die Stadien der Embryonen, bei denen die Einschaltung der Chorda in das Entoderm nur auf ganz kurze Zeit erfolgt, wo die Ausschaltung ihr so zu sagen auf dem Fusse folgt, von grossem Werthe sein. Wir werden später noch auf dieselben zurückkommen müssen. Hier nur so viel, dass sich an ihnen nachweisen lässt, dass ebenso viel Zellen aus dem Entoblast wieder ausgeschaltet werden, als in ihn eingeschaltet wurden. Ich halte mich für berechtigt, hieraus zu schliessen, dass weiter cranialwärts die Dinge ebenso liegen dürften und demzufolge eine Betheiligung des seitlich von der ursprünglichen Chordaeinschaltung gelegenen Entoblast an der Bildung der definitiven Chorda abzulehnen.

Am schwierigsten liegen die Verhältnisse jedenfalls am vorderen Ende des Embryo. Dort ist das Entoderm schon vor der Einschaltung der Chorda verdickt und, nachdem die Einschaltung geschehen ist, lässt sich beim besten Willen keine Grenze mehr zwischen den eingeschalteten Zellen und

[1] O. Hertwig, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte.* Jena 1886. S. 97. Fig. 79.
[2] W. Haepe, The development of the mole u. s. w. *Quarterly Journal of microscopical science.* 1883. Taf. XXX. Fig. 41.

Digitized by Google

dem Entoblast erkennen. Da auch die Ausschaltung der Chorda, wie wir sehen werden, gerade am vorderen Ende am allerspätesten erfolgt und dazu noch unter besonderen Erscheinungen, müssen wir uns hier nach Hülfstruppen umsehen, und die Sache erscheint um so bedenklicher, als von anderer Seite her ein Wachsthum der Chorda nach vorn (C. K. Hoffmann) für die Vögel wenigstens auf das bestimmteste behauptet worden ist. Bei den Säugethieren liegen aber für uns die Sachen günstiger, als für die Vögel. Bei den Säugern reicht nämlich die Chorda gleich bei ihrer ersten Anlage bis an das Vorderende des Embryo. Das haben Strahl und Carius[1] für Kaninchen und Meerschweinchen bewiesen und dasselbe betont van Beneden[2] auch für die Fledermaus, und es sind die von van Beneden mitgetheilten Schnitte besonders deswegen lehrreich, weil bei der Fledermaus sich das craniale Ende des Chordacanals so ausserordentlich lange erhält. Ich kann nun meinerseits die Beobachtungen der citirten Forscher auf Grund von einer ganzen Reihe von Serien bestätigen. Ja, ich habe meine Untersuchungen, wenigstens für das Meerschweinchen, weitergeführt, als dies Carius gethan, und zwar aus Interesse für die von diesem Forscher entdeckte primitive Rachenhaut. Diese ist für uns an dieser Stelle von grossem Werthe, weil sie uns das vordere Chordaende ganz genau und dauernd zu bestimmen erlaubt. Wie schon erwähnt, ist der Entoblast an dem vorderen Ende des Kopffortsatzes, bevor noch die Implantirung des letzteren stattgefunden hat, leicht verdickt; er liegt an dieser Stelle dem Ectoderm fest an und wird auch, wie Carius auf einer Reihe von Längsschnitten für das Kaninchen gezeigt hat, im Laufe der weiteren Entwicklung nicht mehr von demselben getrennt, sondern an eben dieser Stelle bricht später die Mundbucht in den Kopfdarm durch. Ich kann diese interessanten Beobachtungen von Carius nun sowohl für das Kaninchen vollauf bestätigen, als auch für das Meerschweinchen dieselben Verhältnisse durch eine Reihe von Schnitten belegen.

Da nun entsprechende Bilder von van Beneden auch für Vespertilio murinus gegeben werden, so steht zu vermuthen, dass die Verhältnisse, welche Strahl, Carius und ich bei Kaninchen und Meerschweinchen nachgewiesen haben, allgemein bei Säugern vorkommen, und ich glaube, dass man wichtige allgemeine Folgerungen aus denselben ziehen kann. Vorerst wollen wir dieselben noch vertagen und uns damit begnügen, festgestellt zu haben, dass ein Wachsthum der Säugethierchorda cranialwärts nicht statt hat.

Wir kommen nun endlich zu der Stelle der Chorda, von der ihr Wachsthum wirklich ausgeht, nämlich zu ihrem hinteren Ende. Mit diesem

[1] Carius, Ueber die Entwickelung der Chorda und der primitiven Rachenhaut. *Dissertation*. Marburg 1888.

[2] v. Beneden, Demonstrationen. *Anatomischer Anzeiger*. 1888. S. 709—714.

Digitized by Google

hinteren Ende grenzt die Chorda, wie das nach ihrer Abstammung vom Kopffortsatz nicht anders sein kann, an den Mesoblast des Primitivstreifens oder sie geht, besser gesagt, unmerklich in den Mesoblast des Primitivstreifens über.[1] Denn von einer Grenze, wie dieselbe Gerlach[2] und C. K. Hoffmann[3] für die Vögel statuiren, kann beim Säugethier gar nicht die Rede sein; auch für die Vögel möchte ich übrigens eine solche sowohl nach eigenen Praeparaten, wie nach den Arbeiten von Gasser,[4] Braun[5] und Kölliker[6] durchaus bezweifeln. Schon hieraus ergibt sich nun, dass das hintere Ende der Chorda nicht so zu sagen aus eigenen Mitteln, d. h. durch Vermehrung der schon differenzirten Zellen weiter wächst und wie eine siegreiche feindliche Macht den weichenden Primitivstreifen vor sich her treibt, wie das C. K. Hoffmann will. Hoffmann hätte bei dieser Annahme, welche ein wirklich rapides Wachsthum des hinteren Chordaendes voraussetzen würde, schon die denn doch recht spärliche Menge der Kerntheilung stutzig machen können, aber wir brauchen uns hier nicht auf diese zu steifen. Wir werden bald sehen, dass die Vorgänge beim Chordawachsthum der Säugethiere so klare, eindeutige sind, als man es nur irgend wünschen kann. Zuvor jedoch noch einige allgemeine Worte über das vordere Ende des Primitivstreifens.

Das vordere Ende des Primitivstreifens ist, wie schon Lieberkühn[7] hervorgehoben hat, eine Differenzirungszone. Während dieselbe immer neue und neue Theile des Embryo hervorgehen lässt, hält mit diesem Verbrauch die Productionskraft von Zellen bald nicht mehr gleichen Schritt, und so bildet sich der Primitivstreifen von vorn nach hinten immer mehr zurück; es hat in der That bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein, als ob derselbe durch den sich bildenden Embryo mehr und mehr nach hinten gedrängt würde. Das Material des vorderen Endes des Primitivstreifens lässt das Medullarrohr, Chorda und Mesoblast entstehen. Dabei stehen in den späteren Stadien wenigstens die Zellmassen, welche Medullarrohr und Chorda den Ursprung geben, in besonders nahem Zusammenhang, wogegen sich der Mesoblast schon früher abgliedert.

---

[1] Dies gilt zunächst natürlich nur für Thiere, bei denen, wie bei Kaninchen und Meerschweinchen, die dorsale Oeffnung des Canalis neurentericus rudimentär ist.

[2] L. Gerlach, Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis. *Biologisches Centralblatt.* 1881. 1. Jahrg.

[3] C. K. Hoffmann, *Die Bildung des Mesoderms* u. s. w. Amsterdam 1883.

[4] Gasser, *Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen.* 1878.

[5] M. Braun, Die Entwickelung des Wellenpapagei's. *Arbeiten aus dem zoologischen Institut zu Würzburg.* 1882.

[6] Kölliker, *Lehrbuch* u. s. w.

[7] N. Lieberkühn, Ueber die Chorda der Säugethiere. *Dies Archiv.* 1884. S. 451 und an anderen Orten.

Digitized by Google

Was nun den Bildungsmodus der Chorda selbst angeht, so ist derselbe zunächst bei Kaninchen und Meerschweinchen nicht ganz der gleiche. Doch lassen sich bei beiden Thieren ungezwungen zwei Stadien unterscheiden. In dem ersten Stadium findet bei der Weiterbildung der Chorda immer eine Einschaltung der jeweils neu gebildeten Stücke in das Entoderm statt, im zweiten tritt die neugebildete Chorda in gar keine Beziehung mehr zum Entoderm. Was die Zeitdauer anlangt, so sind beide Stadien freilich sehr verschieden lang, das erste dauert wenige Stunden, das zweite manche Tage.

Das erste Stadium dauert nämlich nur von der Eröffnung des Chordacanals bis zu dem Zeitpunkt, in welchem sich beim Meerschweinchen 6—7, beim Kaninchen 10—12 Urwirbelpaare angelegt haben, das zweite solange sich überhaupt Chorda neu bildet.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse beim Meerschweinchen. Hier findet, bald nachdem die Eröffnung des Chordacanals nach der Entodermseite stattgefunden hat, eine deutliche Canalbildung in den Mesoblast des Primitivstreifens hinein statt. Der so gebildete Canal, dessen ventrale Wand unmittelbar in das Entoderm des Primitivstreifens übergeht, öffnet sich nun von cranialwärts, caudalwärts fortschreitend gegen das Entoderm hin, und so wird mehr und mehr Chorda in das Entoderm eingeschaltet. Schon Lieberkühn[1] hat diesen Modus der Chordabildung deutlich genug erkannt und beschrieben. Besser aber noch als auf Querschnitten, wie es Lieberkühn gethan, kann man den in Rede stehenden Process auf Sagittalschnitten studiren, wo man ohne eine langwierige und langweilige Schnittbeschreibung die wesentlichen Verhältnisse auf einem Schnitt übersehen kann. Die Abbildungen von zwei solchen Schnitten mögen denn auch hier ihre Stelle finden (Figg. 5 und 6).

Fig. 5 stellt den medianen Sagittalschnitt durch einen Meerschweinchenembryo, bei dem das erste Urwirbelpaar in der Bildung begriffen ist, dar, Fig. 6 den entsprechenden Schnitt durch das Hinterende eines Embryo von 3—4 Urwirbelpaaren. Beide zeigen die in Rede stehende Canalbildung.

Demgegenüber beweisen die Figg. 7 und 8, dass der Chordacanal auch beim Meerschweinchen in dem in Rede stehenden Stadium einmal ganz fehlen kann.

---

[1] N. Lieberkühn, Ueber die Chorda der Säugethiere. *Dies Archiv.* 1882. S. 432. 433 und *ebenda* 1884, S. 446. 447. 451, Taf. XIX, Fig. 9. In der letzteren Arbeit betont L., dass in späteren Stadien statt des eigentlichen Canals ein Spalt eintritt; das ist richtig, doch kann man auch ab und zu ein deutliches Lumen finden, wie auch in früheren Stadien zuweilen ein eigentlicher Canal fehlen kann. Diese Verhältnisse sind jedenfalls von keiner principiellen Bedeutung.

Digitized by Google

In Fig. 7 ist der Schnitt caudalwärts von der Einschaltung, in Fig. 8 die Einschaltung selbst zur Darstellung gebracht. Die entsprechenden Praeparate gehören einem Meerschweinchen kurz vor der Anlage des ersten Urwirbelpaares an.

Etwas complicirter liegen die Verhältnisse beim Kaninchen. Hier findet nämlich, nachdem die Chorda einmal in den Entoblast eingeschaltet ist, zunächst keine deutliche Canalbildung in den Mesoblast des Primitivstreifens hinein statt. Wir haben uns dann den Vorgang so vorzustellen, dass Canalbildung und Einschaltung sich Schlag auf Schlag folgen. Wir sind aber zu dieser Anschauung um so mehr berechtigt, als es mir bei etwas älteren Stadien dann oft genug wieder gelungen ist, die Bildung eines Chordacanals nachzuweisen. Auch bei Meerschweinchen ist ja die Bildung eines Chordacanals bei älteren Stadien deutlicher, als bei den Entwicklungsstufen, welche der ersten Eröffnung des Chordacanals direct folgen, und gelegentlich kann die Einschaltung der Chorda selbst ohne Canalbildung stattfinden.

Die in den Figg. 9 u. 10 dargestellten Schnitte stammen von einem Kaninchenembryo von 8 Tagen und 18 Stunden. Frisch gemessen hatte derselbe eine Länge von $3^1/_8$ mm. Er zeigte 6 bis 7 Urwirbelpaare. In Fig. 9 ist der Schnitt caudalwärts von der Einschaltung der Chorda gegeben. Fig. 10 stellt die Einschaltung selbst dar. Wir haben in diesem Falle also keinen Chordacanal.

Ein Chordawachsthum mit deutlicher Canalbildung habe ich beim Kaninchen in einer ganzen Reihe von Fällen beobachtet.

Die Figg. 11—14a u. b mögen dasselbe illustriren. Figg. 11—14 stellen Schnitte durch einen Kaninchenembryo mit ca. 10 Urwirbelpaaren dar. Auf Fig. 11 ist die Chorda deutlich gegen Mesoderm, Entoderm und Medullarrohr differenzirt. Auf dem nächsten Schnitt in cranialer Richtung, Fig. 12, ist ein deutlicher Canal in der Chordaanlage kenntlich. Noch ein Schnitt weiter cranial (Fig. 13) ist die Chorda dann in das Entoderm eingeschaltet, um schon auf dem nächsten Schnitt (Fig. 14) sich wieder vom Entoderm zu sondern.

Wir haben also hier schon einen der interessanten Fälle vor uns, in denen die Chorda nur eben noch in den Entoblast eingeschaltet wird, um sich gleich wieder von ihm zu trennen.

Das zweite Stadium der Chordabildung tritt, wie schon erwähnt wurde, beim Meerschweinchen bei Embryonen von 6—7 Urwirbelpaaren, bei Kaninchen bei Embryonen von 10—12 Urwirbelpaaren ein. Das Entoderm steht von nun an weder mit dem Mesoblast noch mit der Chorda in irgend welcher Verbindung.

Digitized by Google

Man kann daher sagen, dass das definitive Entoderm nur auf einer Strecke, welche vom vorderen Ende des Medullarrohres bis in die Gegend des 6. oder 7. Urwirbelpaares reicht, je in Beziehung zur Chorda oder dem Chordacanal gestanden hat. Diese Entodermstrecke würde beim erwachsenen Thier etwa dem Darmtractus von der Stelle unter der Hypophyse bis zum 7. Halswirbel entsprechen, also im Wesentlichen dem Halstheil des Oesophagus mit den Lungen, der Thyreoida und der Thymus. Nun könnte man versucht sein, weiter in folgender Weise zu schliessen: Es spricht durchaus nichts dafür, dass von dieser Strecke des ursprünglichen Entoderms mehr als das Epithel der aufgezählten Organe, resp. Organtheile abstammt. Das interstitielle Wachsthum des Darmepithels in diesen Theilen übertrifft bis zu einem Stadium, in dem Leber und Pancreas kenntlich werden, durchaus nicht das Wachsthum der dorsal vom Darm gelegenen Theile; das kann man aus der Häufigkeit der Mitosen in den betreffenden Theilen sehr wohl folgern. Auf keinen Fall reicht das interstitielle Wachsthum dieser Strecke des Darmepithels dazu hin, noch bedeutendere Strecken für den weiter caudalwärts gelegenen Darm zu liefern. Hieraus würde folgen, dass ohne jeden Zweifel das gesammte Darmepithel und das Epithel der vom Darm abstammenden Organe (Leber, Pancreas und Allantois) nur aus der unteren Keimschicht des zweiblättrigen Säugethierkeims hervorgehen kann, und zwar aus Theilen derselben, welche nie weder mit den Zellen der Chorda noch mit dem Chordacanal, van Beneden's Archenterom, in irgend einer Beziehung gestanden haben. Doch ist diese Art der Schlussfolgerung nicht so folgerichtig, als es den Anschein hat. Sie setzt zunächst voraus, dass aus dem Entoderm von dem vorderen Ende des Primitivstreifens bis zum Ende der Allantois das gesammte Darmepithel vom Halstheil des Oesophagus an caudalwärts abstammen muss. Da müsste denn doch in dieser Strecke, welche z. B. bei einem Meerschweinchen von 7 Urwirbelpaaren noch beträchtlich kürzer ist, als die Strecke vom vorderen Ende des Medullarrohres bis zum vorderen Ende des Primitivstreifens, eine besonders hervortretende Zellvermehrung angenommen werden. Die ist nun aber auch da nicht nachzuweisen. Zunächst könnte man den Grund dafür darin suchen, dass sowohl Längs- als Querschnitte durch den Embryo zum Studium der Kerntheilungen im Entoderm nicht günstig sind. Bei der vor allen Dingen flächenhaften Ausbreitung des Entoderms wären die Mitosen am besten an Flächenschnitten zu studiren. Dies ist nun in der That ganz richtig. Jeder wird sich davon überzeugen, der eine grössere Anzahl von Schnittserien durch Säugethierkeime durchmustert. Hier findet er auf den gut gelungenen Quer- und Längsschnitten die Mitosen im Entoderm zum grössten Theil undeutlich und wenig ins Auge fallend. Trifft er aber einmal bei einer gelegentlichen Faltenbildung einen Flächenschnitt

durch das Entoderm an, so zeigt derselbe meist die schönsten Karyokinesen. Aber trotzdem ist diese Begründung nicht richtig. Die wahre Ursache, dass wir auf dem oben angedeuteten Weg nicht ins Reine kommen können, liegt darin, dass sowohl die Strecke vom vorderen Ende des Medullarrohres bis zum vorderen Ende des Primitivstreifens in ihrem Verhältniss zu den späteren Darmflächen, welche sie mit Epithel versorgen, so verschwindend klein sind, dass ihre absoluten Grössenunterschiede den Grössen ihres Wachsthums gegenüber so gut wie gar nicht in Betracht kommen. Es dürfte demnach jedenfalls bei dem heutigen Stande unserer Methoden ein nutzloses Bemühen sein, durch Auszählen der Mitosen in den beiden Entodermabschnitten das Verhältniss der beiderseitigen Wachsthumsenergie feststellen zu wollen. Wir müssen uns also mit weniger begnügen. Wir können mit aller Sicherheit feststellen, dass die Allantois, deren entodermale Anlage zu dieser Zeit schon deutlich ist, und ein Theil des vor dem After gelegenen Darms direct aus der unteren Schicht des zweiblättrigen Keimes abstammen, ohne dass derselbe hier je zu dem Chordacanal, und zwar weder zu dessen Zellen noch zu seinem Lumen irgend in Beziehung getreten ist. Getrübt wird unsere Freude über diese Feststellung nun freilich durch den Einwand, dass die Theile des Embryo hinter dem vorderen Theil des Primitivstreifens der ventralen Seite des späteren Thieres angehören und auch der ventralen Seite des Amphibienembryo zu vergleichen sein sollen. Dies hat schon Balfour[1] seiner Zeit mit aller Klarheit hervorgehoben und auch gezeigt, dass man demnach beim Ueberschreiten des vorderen Endes des Primitivstreifens in der Richtung nach hinten eigentlich wieder cranialwärts vorwärts geht. Es ist dies der Grund, warum ich hier nicht das exacter erscheinende cranial und caudal, sondern einfach die Bezeichnungen vorn und hinten angewandt habe. Wenn wir nun aber auch den Ueberlegungen von Balfour im Allgemeinen zustimmen können, so müssen sie doch insofern eine Einschränkung erleiden, als sie nicht sowohl von dem vorderen Theil des Primitivstreifs, sondern erst von dem hinteren gelten. Der Primitivstreif ist meiner Meinung nach in seiner ganzen Ausdehnung als Blastoporus zu betrachten, und man kann daher wohl von seinem dorsalen und ventralen Ende sprechen; er selbst bildet aber jedenfalls eine Indifferenzzone, welche man weder mit dorsal noch mit ventral bezeichnen kann.

Immerhin haben wir selbst, wenn wir hiervon absehen, einiges gewonnen. Wir hatten vorher bei der Verdeutlichung der van Beneden'schen Lehre an Schematen gesehen, dass die ventrale Wand der Amphibiengastrula mit der ventralen Wand des Chordacanals zu homologisiren war. Demnach konnten die Zellen des unteren Blattes des zweischichtigen Säuge-

[1] Balfour, *Handbuch*.

Digitized by Google

thierkeimes nur mit Zellen, welche in der Amphibiengastrula unter den die ventrale Wand des Darms auskleidenden Zellen liegen, in Homologie gesetzt werden. Diese Zellen haben aber mit dem Lumen des Darms zunächst garnichts zu thun. Unsere Feststellungen sind daher immerhin von Bedeutung. — Wir haben schon hier den Nachweis führen können, dass ein Theil der unteren Zelllage des zweischichtigen Keimes in die Bildung des definitiven Darmepithels übergeht. Dazu ist es an dieser Stelle zur Evidenz klar, dass die Höhle der Keimblase direct zur Höhle des späteren Darms wird. Es würde also, wenn wir van Beneden folgten, aus einem secundär gebildeten intercellulären Raum ein Theil der definitiven Darmhöhle hervorgehen; ich glaube, diese Folgerung, welche man aus van Beneden's Hypothese ziehen müsste, sollte genügen, gegen dieselbe schwere Bedenken zu erheben. Mag man von der physiologischen Umbildungsfähigkeit der embryonalen Zellen denken wie man will, mag man annehmen, dass dem Darm durchaus fremde Zellen oder auch solche, welche in näherer und fernerer Beziehung zu ihm stehen, unter geeigneter Bedingung geneigt und geeignet sind, sich dem Verdauungsgeschäft anzupassen; all das kommt hier nicht in Frage. Es handelt sich hier nicht darum, ob beliebige Zellen unter Umständen einmal verdauen können, sondern ob das Epithellager des definitiven Darms ein morphologischer Begriff, eine vergleichend-anatomisch und entwickelungsgeschichtlich verwerthbare Einheit ist. Das aber, glaube ich, muss unter allen Umständen festgehalten werden, und hält man daran fest, so hat, wie eben gezeigt, die van Beneden'sche Hypothese, dass die Keimhöhle des Säugethiereies mit dem Archenterom garnichts zu thun habe, sondern ein intracellulärer Raum sei, einen schweren Stand. Es bleibt ihr allerdings noch ein Ausweg von nicht geringem Gewicht, den ich anzuführen nicht unterlassen will. Betrachten wir die Blastula des Amphioxus und setzen die untere Halbkugel derselben der unteren Halbkugel des Amphibieneies homolog, so nehmen, wenn sich beim Amphioxus aus der Blastula die Gastrula gebildet hat, alle Zellen des primitiven Hypoblast an der Begrenzung des Urdarms theil. Ebenso wird später der definitive Darm von jeder einzelnen Zelle des entsprechenden Urdarmtheiles erreicht. Beim Amphibium begrenzen nur wenige Zellen der unteren Zellenhalbkugel den Urdarm, wie später den definitiven Darm. Nun könnte man weiter ausführen, dass alle Dotterzellen dennoch zur Darmbegrenzung im eigentlichen Sinne zu rechnen wären, dass das Darmlumen der Amphibienlarve nur einem Theil des Darmlumens der Amphioxuslarve homolog sei, dass das Homologon des Darmlumenrestes in, sagen wir, „lumenlosen Spalträumen“ zwischen der ventral vom Darm der Amphibienlarve liegenden Zellmasse zu suchen sei. Einige Schemata werden den vielleicht etwas verzwickt erscheinenden Gedankengang klarer machen. Die

Digitized by Google

Figg. 60, 61 mögen je den Querschnitt durch eine Batrachier- und eine Amphioxuslarve darstellen. Da soll nun das Darmlumen der Amphibienlarve nur dem oberen, hell gelassenen Theil des Darmlumens der Amphioxuslarve entsprechen; der untere schraffirte Theil würde einem System von Spalträumen entsprechen, wie ich es zwischen den Zellen der ventralen Wand der Amphibienlarve angedeutet habe. Wie man sich den Uebergang von Schema Fig. 60 zu Schema Fig. 61 zu denken hat, ist durch Fig. 62 verdeutlicht. Secundär könnten dann hier bei Dotterschwund an den lumenlosen Spalträumen entsprechenden Stellen, wirkliche intercelluläre (intracelluläre nach van Beneden) Lücken entstehen, und wenn so entstandene Lücken sich dann mehr und mehr erweitern würden und schliesslich Theile des Darmlumens aus ihnen hervorgingen, so würden wir uns nicht wundern dürfen. Das Darmlumen hätte in diesen intercellulären Lücken nur früher verlorene Gebietstheile wieder gewonnen. Bei einem solchen Gedankengange würden die intercellulären Räume kein Novum sein, sondern sie würden mit zu dem Archenterom gehören. Eine solche Annahme widerspricht aber der van Beneden'schen Lehre, „dass nur der Chordacanal dem Archenterom entspräche"; sie kann also nicht für dieselbe ins Feld geführt werden.

Bevor wir nun zu der genaueren Betrachtung der Ausschaltung der Chorda übergehen, soll noch die eigenthümliche Bildung eines Theiles des Darmes Berücksichtigung finden, die gewöhnlich nicht besonders beachtet ist, welche aber ebenfalls den unmittelbaren Uebergang von Zellen der unteren Schicht des zweiblättrigen Säugethierkeimes in das Epithel des definitiven Darmes beweist und sich somit unmittelbar an das eben behandelte anschliesst. Es handelt sich um die ventrale Wand des Vorderdarmes oder doch eines Theiles derselben. Schon früher wurde gelegentlich erwähnt, dass die Chorda bis an das vordere Ende des Medullarrohrs reicht, desgleichen, dass vor ihrem Vorderende Ectoderm und Entoderm unmittelbar aneinanderliegen, und dass an dieser Stelle später die Mundbucht in den Vorderdarm durchbricht, wir somit schon ganz früh die Rachenhaut angelegt finden. Vor dieser Rachenhaut finden wir dann auch in der Medianlinie Mesoblast zwischen dem Ectoderm und dem Entoderm. In diesem Mesoblast tritt sehr bald ein Spaltraum auf, und dieser Spaltraum ist der Theil der Pericardialhöhle, welcher in den frühesten Stadien der Herzanlage die beiden seitlichen Pericardialhöhlen verbindet. Noch weiter nach vorn haben wir dann erst die mesodermfreie Stelle van Beneden's zu suchen, welche dem Kopfamnion (Proamnion von v. Beneden und Julin) den Ursprung giebt.

Vergleichen wir mit dem eben geschilderten Stadium einen vorgeschritteneren Embryo, so finden wir bei ihm die Pericardialhöhle mit dem Herzen ventral. Verfolgen wir dann, wie aus dem früheren Zustand der

Digitized by Google

spätere hervorgegangen ist, so kann uns nicht entgehen, dass mit dem Theil der Herzhöhle, welche vor der Rachenhaut gelegen hat, auch das darunterliegende Entodermstück ventralwärts umgeschlagen sein muss. Es ist also auch hier ein Theil der unteren Keimschicht des zweiblättrigen Keimes direct in das definitive Entoderm übergegangen, ohne dass je der Chordacanal oder seine Zellauskleidung in Beziehung zu ihm getreten wären. Was die theoretische Bedeutung dieses Befundes anbelangt, so kann ich wohl auf die früheren Betrachtungen verweisen, denn auch hier haben wir es mit einem Theil der ventralen Darmwand zu thun.

Die Ausschaltung der Chorda aus dem Entoderm.

Kehren wir jetzt zur Chorda selbst zurück, so bleibt uns zunächst zu untersuchen, wie der Theil der Chorda, welcher durch Eröffnung des Chordacanals und im ersten Stadium der weiteren Entwickelung in das Entoderm eingeschaltet worden ist, seine altbekannte definitive Lage zwischen Entoderm (Enteroderm Goette) und Medullarrohr gewinnt. Nach der Einschaltung des Chordacanals finden wir in der Axe des Embryo, in dem aus flachen Zellen gebildeten, primären Entoderm eine Zellplatte, welche aus annähernd cubischen Zellen besteht. Die Anordnung dieser Zellen ist eine durchaus epitheliale. Die Zellplatte ist nicht überall gleich breit, sondern hat im allgemeinen die Gestalt eines Dreiecks, dessen Spitze cranial gerichtet ist. Während es an den Stellen, an welchen die Chorda eben in das Entoderm eingeschaltet ist, nicht schwer erscheint, dieselbe vom Entoderm zu trennen, ist das weiter cranialwärts oft ganz unmöglich.

Diese Verhältnisse sind aber wichtig, da es natürlich vom wesentlichsten Interesse ist, ob die gesammte Zellplatte, welche durch die Eröffnung des Chordacanals in das Entoderm eingeschaltet wurde, nun auch wieder ausgeschaltet wird. In zweiter Linie würden wir dann den Modus der Ausschaltung genauer zu betrachten haben. Der erste Theil dieser Aufgabe wird eben dadurch schwierig, dass nicht überall dauernd eine scharfe Abgrenzung zwischen den eingeschalteten Zellen und den ursprünglichen Entodermzellen bestehen geblieben ist. Durch Zählen der eingeschalteten und wieder ausgeschalteten Zellen können wir aus schon früher auseinandergesetzten Gründen nicht zum Ziel kommen. Wir sind auf die Stadien angewiesen, wo die Ausschaltung der Chorda unmittelbar ihrer Einschaltung folgt.

Ein solches Stadium ist schon in den Figg. 9—14 zur Darstellung gekommen, weil sich an eben denselben Bildern das Wachsthum der Kaninchenchorda mit Canalbildung demonstriren liess. Wir sahen dort die

Digitized by Google

Chorda nur auf einem Schnitt (Fig. 13) in das Entoderm eingeschaltet, und der folgende Schnitt (Fig. 14) liess erkennen, dass die Gesammtheit der eingeschalteten Zellen wieder ausgeschaltet werden. — Mag hier noch ein zweites Beispiel gegeben werden. Die in Figg. 15—18 a u. b abgebildeten Schnitte stammen von einem Kaninchenembryo von 10—12 Urwirbelpaaren (Länge $3^2/_3$ mm). Die Chorda ist auf zwei Schnitten (Fig. 16 u. 17) in das Entoderm eingeschaltet, und auch hier kann man mit Sicherheit constatiren, dass der gesammte eingeschaltete Zellcomplex wieder ausgeschaltet wird.

Dass man übrigens den Nachweis, dass sämmtliche in das Entoderm eingeschaltete Zellen wieder als Chorda ausgeschaltet werden, nicht nur auf die Stadien, in welchen die Einschaltung für ein oder zwei Schnitte erfolgt, zu beschränken braucht, lehrt die Serie eines anderen Kaninchenembryo. Hier bleibt die Chorda auf all den 14 Schnitten, auf welchen sie in das Entoderm eingeschaltet ist, so deutlich von demselben geschieden, dass man keinen Augenblick zweifeln kann, dass sämmtliche Zellen wieder ausgeschaltet werden. Die Figuren zeigen den Schnitt caudal von der Einschaltung (Fig. 19 a u. b), den Schnitt der Einschaltung (Fig. 20 a u. b), den sechsten Schnitt cranialwärts (Fig. 21 a u. b), den Schnitt vor der Ausschaltung (Fig. 22 a u. b) und schliesslich die Ausschaltung selbst (Fig. 23 a und b).

Wir sehen also, dass in den einzigen Entwickelungsstadien der Chorda, in denen man die uns interessirende Frage mit Sicherheit entscheiden kann, sich nachweisen lässt, dass in die definitive Chorda die gesammten Zellen übergehen, welche bei der Eröffnung des Chordacanals in das Entoderm eingeschaltet worden waren. Es geht also hieraus hervor, dass auch an Stellen, welche der späteren dorsalen Wand des Darmrohrs angehören werden, der Epithelbelag des Darms von dem unteren Blatt des zweischichtigen Keimes abstammt. Die Bedeutung dieser Feststellung für die van Beneden'sche Gastrulationstheorie erhellt unmittelbar aus meinen früheren Auseinandersetzungen, welche ich, ohne den Vorwurf der Breite zu fürchten, hier nicht noch einmal wiederholen kann. — Was sich nun für einen Theil der Chorda mit Sicherheit nachweisen lässt, wird man wohl Grund haben, auch für den übrigen zu vermuthen. Ein exakter Beweis lässt sich aber wegen des auch schon oben auseinandergesetzten Ineinandergreifens der verschiedenen Wachsthumsprocesse nicht erbringen.

Wenden wir uns jetzt dazu, zu betrachten, in welcher Art und Weise denn im einzelnen die Ausschaltung der Chorda vor sich geht. Für diesen Process fehlen für das Säugethier wenigstens sorgfältigere Untersuchungen. Der nächste Fehler, welcher hier vermieden werden muss, ist der, dass man nicht Ausschaltung und Einschaltung der Chorda verwechselt. Dieser Fehler ist besonders im Interesse der Coelomtheorie begangen worden.

Digitized by Google

So bildet z. B. Hertwig in seinem Lehrbuch eine Abbildung Heape's vom Maulwurf nach, auf der der Chordacanal sich offenbar eben erst eröffnet hat, die Chorda also in der Einschaltung begriffen ist und vergleicht diese sich in das Entoderm einschaltende Chorda mit der sich ausschaltenden Chorda eines Triton. Den Verhältnissen entsprechender, aber nur sehr kurz und nicht erschöpfend, sind die Angaben von Kölliker und Lieberkühn. Kölliker spricht in seinem Grundriss von 1884 und an anderen Orten von einer Unterwachsung der Chorda, ebenso drückt sich Lieberkühn[1] aus. Fügt man dieser einfachen Angabe nichts hinzu, so würde sich doch aus ihr ergeben, dass die früher der Darmhöhle zugekehrte Fläche der Chorda später der unteren, dem Entoblast zugekehrten Seite der Chorda entspricht. Dies ist aber nicht so, sondern es ist die Ausschaltung der Chorda immer mit einer Art Einfaltungsprocess verbunden, nur dass die Sachen nicht so einfach liegen, wie die Coelomtheoretiker *a priori* anzunehmen geneigt sind. Einen hierher gehörigen Vorgang sehen wir auch schon in Lieberkühn's zweiter Arbeit „über die Chorda bei Säugethieren“ in Fig. 13 Taf. XIX[2] abgebildet, doch geht Lieberkühn nicht näher auf denselben ein. Ich habe nun gerade diese Processe an einer grossen Zahl von Serien sowohl vom Kaninchen als vom Meerschweinchen näher studirt, und das Resultat dieser Untersuchungen ist kurz folgendes: Die Chorda kann sich aus dem Verbande des Entoblast sowohl durch einfache Unterwachsung, als durch directe Einfaltungsprocesse ausschalten. Im ersteren Falle erhalten wir eine platte Chorda, wie sie z. B. aus dem Kölliker'schen Handbuche bekannt genug ist; im zweiten hat die Chorda alsbald eine Gestalt, welche ihrer definitiven gleich ist oder ihr doch nahe kommt. In den Fällen nun, in welchen die Chorda zunächst einfach aus dem Entoderm ausgeschaltet wird, erfolgt noch nachträglich eine Umordnung der Chordazellen, welche einem Einfaltungsvorgang gleich zu setzen ist. In beiden Fällen kann nachträglich noch ein Canal im Inneren der Chorda auftreten, welchen ich als „secundären Chordacanal“ bezeichnen will.

Für die hier ausgesprochenen Behauptungen mögen folgende Praeparate als Belege dienen, wobei ich bemerken will, dass es mir schwer gefallen ist, aus der Menge der mir vorliegenden Schnitte die Auswahl zu treffen. Von den schon anderweitig verwendeten Figuren gehören hierhin die Figg. 1 a u. b. Fig. 1 stammt vom cranialen Ende eines Kaninchenembryo und zeigt, wie die definitive Chorda sich durch Einfaltung bildet.

---

[1] So sagt Lieberkühn in seiner Arbeit: Ueber die Chorda bei Säugethieren, *Dies Archiv*. 1882. S. 432: „Dass sie (die Chorda) sich später von dem Entoblast löst, indem sie von den Seiten her von ihm unterwachsen wird, lehren bereits die Beobachtungen von Kölliker und Balfour, die ich durchweg bestätigen kann.“

[2] *Dies Archiv*. 1884.


Digitized by Google

Doch ist der Vorgang, da die Chorda gegen das Entoderm noch nicht abgegrenzt ist, nicht so klar, als man ihn oft finden kann. Deutlicher ist er schon in Fig. 24. Diese ist nach einem Schnitt aus einer in mancher Hinsicht interessanten Serie durch einen Kaninchenembryo von 10 Urwirbelpaaren entworfen. Einen Schnitt weiter caudalwärts ist die Chorda noch deutlicher vom Entoblast gesondert, faltet sich aber nicht ein, sondern wird unterwachsen. Wenige Schnitte noch weiter caudalwärts ist die Chorda vom Entoderm gar nicht zu unterscheiden. Einen solchen Schnitt stellt Fig. 26 dar. Schnitte durch den Embryo, von dem Fig. 1 stammt, weiter caudalwärts geben sehr schöne Beispiele für das Auftreten eines secundären Chordacanals und die secundäre Umordnung der Chordazellen. Die zunächst platt ausgebreitete Chorda gruppirt sich zu einem oblongen Zellhaufen. In diesem Zellhaufen tritt ein Canal auf, der nach einigen Schnitten wieder verschwindet, um sich bald von neuem zu zeigen. Figg. 27 a u. b bringen einen solchen secundären Chordacanal zur Darstellung. Ein klares Bild der directen Einfaltung der Chorda beim Kaninchen geben Figg. 28 a u. b.

Die nachträgliche Umordnung der Chordazellen kann man an Sagittalschnitten oft mit einem Blicke übersehen, so an den in Figg. 29 a—e dargestellten Schnitten. Von diesen Figuren sind allerdings Figg. 29 a u. b aus zwei Schnitten construirt. Fig. 29 e ist ein Querschnitt durch die formirte Chorda eines Meerschweinchens aus dem gleichen Stadium. Ganz eigenthümliche Verhältnisse werden beim Meerschweinchen durch die zeitweilig sehr starke Krümmung des Embryo über die dorsale Seite bedingt. Fig. 30 giebt einen Längsschnitt durch ein solches Meerschweinchen. Derselbe soll gleichzeitig die Verhältnisse der Rachenhaut demonstriren. Um sich über die Verhältnisse von Entoderm und Chorda bei ihm zu orientiren, müssen wir noch die zwei benachbarten Längsschnitte, Figg. 31 u. 32, zu Rathe ziehen.

Ein Querschnitt durch ein entsprechendes Stadium (Fig. 33) macht dann die Sache ganz klar. Wir erkennen, dass hier beim Meerschweinchen sich in der Kopfregion ein förmlicher Entodermkamm gegen das Medullarrohr erhebt. In diesem Entodermkamm steckt hauptsächlich die Chordaanlage; dieselbe ist aber gegen das definitive Entoderm noch nicht abgegrenzt. Lateral ziehen jederseits die primitiven Aorten.

Bevor wir nun zu der Betrachtung der besonderen Vorgänge am vorderen Ende der Chorda übergehen, dürfte es am Platze sein, die Entwickelung der Chorda bei Säugethieren mit den Grundzügen der Chordaentwickelung bei den anderen Amnioten, also bei Reptilien und Vögeln, zu vergleichen. Sowohl nach den Angaben der Litteratur, wie nach einer nicht geringen Zahl eigener Praeparate, glaube ich, dass sich hier die Säuger

Digitized by Google

mit Vögeln und Reptilien sehr gut in Einklang bringen lassen. Den Schlüssel giebt uns hierbei der Canalis neurentericus, und zwar vor allem sein Verhalten bei den Reptilien. Doch muss ich mich hier znächst über das, was unter Canalis neurentericus zu verstehen sei, mit van Beneden auseinandersetzen. Van Beneden unterscheidet zwischen Chordacanal und Canalis neurentericus. Er sagt von Vespertilio murinus[1]: „Die Notochordalplatte hat sich in dem geöffneten Theil des Canals in den Hypoblast eingeschoben, während sie in dem vorderen und hinteren Theil als Gewölbe des Canals stehen bleibt. Der hintere übrig gebliebene Theil des Canals darf allein als neurenterischer Canal angesehen werden". Dies stimmt nun wohl für den Canalis neurentericus der Vögel, nicht aber für das, was man bei Reptilien als Canalis neurentericus bezeichnet hat. Der sogenannte Canalis neurentericus bei Reptilien entspricht nämlich unzweifelhaft dem Chordacanal in dem ersten Stadium der Entwickelung und Canalis neurentericus im engeren Sinne. Es scheint mir demnach nicht ohne weiteres gerathen, van Beneden zu folgen, und ich will für diesmal auch hier der alten Nomenclatur treu bleiben. Um zur Sache selbst zurück zu kommen, so entsteht die Chorda bei Reptilien wie bei Säugern aus den Wänden des Canalis neurentericus. Der Unterschied, dass die dorsale Oeffnung des Canalis neurentericus bei vielen Säugern rudimentär, hat nichts auf sich. Die im allgemeinen grössere Länge bei den Säugern lässt sich auf eine etwas verzögerte Eröffnung nach der ventralen Seite zurückführen. Dabei lassen sich die Säuger selbst ganz wohl vom Kaninchen zur Fledermaus in eine Reihe ordnen. Beim Kaninchen ist die Eröffnung des Canals eine ausserordentlich schnelle, bei der Fledermaus bleiben Reste seiner ventralen Wand noch in ziemlich späten Stadien erhalten. Während nun aber bei den Säugern die dorsale Oeffnung des Canalis neurentericus (Chordacanals), wenn sie überhaupt zur Ausbildung kommt, bald verschwindet, bleibt sie bei den Reptilien lange bestehen und stellt in den späteren Stadien eine Verbindung zwischen dem Neuralrohr und dem Darm, einen Canalis neurentericus im wahren, engeren Sinne, dar. Dieser führt zu den Vögeln hinüber. Bei den Vögeln entsteht nämlich auch ein solcher wahrer Canalis neurentericus, aber erst in späteren Stadien der Entwickelung, obwohl die Zeit seines Auftretens auch bei Vögeln je nach der Art sehr beträchtlich verschieden sein kann. Dagegen entsteht in dem Kopffortsatz der Vögel kein Canal und die Chorda wird ohne Canalbildung in das Entoderm eingeschaltet; der Canal ist, wie in späteren Stadien bei Säugern, so in den früheren Stadien bei den Vögeln verloren gegangen; sonst aber geht die Entwickelung im wesentlichen in derselben Weise vor sich. Bilder, wie

[1] *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 710.

Digitized by Google

sie C. K. Hoffmann[1] von Haematopus ostrealegus giebt, und von denen er sagt, dass sie keinen Zweifel mehr über die entodermale Natur der Chorda übrig lassen, thun dies ebensowenig, wie der von Hertwig[2] Heape[3] nachgebildete Schnitt. Ausserdem haben wir auch hier möglicherweise Einschaltungs- und nicht Ausschaltungsvorgänge vor uns.

Wenn dann der Canalis neurentericus bei Vögeln auftritt, ist die Chorda schon wieder aus dem Entoderm ausgeschaltet. Einen Beweis, dass diese Ausschaltung auch bei Vögeln auf einem Einfaltungsvorgang beruht, sehe ich in dem Canal, welcher nicht selten von dem Canalis neurentericus cranialwärts in das Innere der Chorda vordringt (cf. Gasser[4], C. K. Hoffmann[5]). Dieser Canal ist wohl zweifellos ein Homologon der Bildungen, welche ich bei Kaninchen und Meerschweinchen als secundären Chordacanal beschrieben habe.

Wenden wir uns aber jetzt, nachdem wir gesehen haben, wie sich im allgemeinen die Befunde bei anderen Amnioten mit den Verhältnissen bei den Säugern in Einklang bringen lassen, zu den besonderen Verhältnissen am vorderen Chordaende der Säuger. Strahl's und Carius'[6] glückliche Entdeckung der primitiven Rachenhaut ist schon des weiteren auseinandergesetzt worden. Ich will sie an dieser Stelle, bevor ich weitere Schlüsse aus ihr ziehe, noch durch eine Reihe von Praeparaten stützen, und sie, wie es Carius nur für das Kaninchen gethan hat, auch für das Meerschweinchen vollkommen durchführen.

Fig. 34 stellt einen Sagittalschnitt durch das Vorderende eines Meerschweinchenembryos dar, bei dem die Medullarplatte noch nicht deutlich abgegrenzt ist. Bei dem Embryo, dessen medianen Sagittalschnitt die Fig. 35 giebt, war die Medullarplatte deutlich abgegrenzt, aber noch kein Urwirbel zu erkennen. Die den Figg. 36 und 37 entsprechenden Schnitte gehören Embryonen von vier und sechs Urwirbelpaaren an. Eine nähere Beschreibung der Schnitte, als sie sich in der Figurenerklärung findet, ist wohl nicht nöthig. Die Figuren weisen, übersichtlich in eine Reihe angeordnet, auf die Rachenhaut und die Wachsthumsverhältnisse von Chorda und Medullarrohr deutlich genug hin. In Stadien, welche nur wenig älter

---

[1] C. K. Hoffmann, *Die Bildung des Mesoderms* u. s. w. S. 31 und Taf. I, Figg. 7—10.

[2] O. Hertwig, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte.* Jena 1886. 1. Aufl. S. 97. Fig. 79.

[3] W. Heape, The development of the mole. Taf. XXX. Fig. 41. *Quarterly Journal of microscopical Science.* New S. 1883. Vol. XXIII.

[4] Gasser. *Der Primitivstreifen* u. s. w. 1878. Taf. VIII, Figg. 1 und 2.

[5] C. K. Hoffmann, a. a. O. Taf. III, Fig. 5.

[6] F. Carius, *Ueber die Entwickelung der primitiven Rachenhaut* u. s. w. 1888.

Digitized by Google

sind als der Embryo, von dem Fig. 37 stammt, reisst die primitive Rachenhaut durch, und es tritt so die Mundbucht mit dem Vorderdarm in Verbindung.

Die Figg. 38, 39 und 40 a u. b zeigen mediane Sagittalschnitte durch ältere Stadien von Kaninchenembryonen. Sie sollen vor allem die Verhältnisse der Chorda zur primitiven Rachenhaut und zur Hypophyse illustriren. Die Figg. 38, 39 und 40 a sind bei derselben Vergrösserung (Hartnack Obj. 1) mit dem Oberhäuser'schen Zeichenprisma entworfen. Dabei sind Figg. 38 und 39 nach Kastschenko's Methode aus je zwei Schnitten combinirt. Fig. 40 b stellt das vordere Chordaende, Hypophyse und Rachenhaut bei stärkerer Vergrösserung dar. Das in Fig. 39 dargestellte Praeparat entspricht dem ältesten Stadium von Carius, und ich will gleich hier darauf aufmerksam machen, dass ich mit den Figg. 14 und 15 bei Carius nicht in jeder Hinsicht einverstanden sein kann. Nach Carius' Abbildung wäre die Chorda schon bis zur Grenze der Rachenhaut vom Entoblast gesondert und wäre hier die Stelle, wo sie am längsten mit dem Entoblast in Verbindung bliebe. Das ist, wie alle drei hier dargestellten Praeparate zeigen, nicht der Fall, und diese Beobachtung wird auch durch die später folgenden Schnitte durch ältere Embryonen bestätigt. Die Stelle, an welcher die Chorda zuletzt mit dem Entoblast in Verbindung steht, liegt mehr caudalwärts. Vor allem sieht man dies deutlich an der etwas stärker vergrösserten Fig. 40 b. Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium bringen die Figg. 41 a—d zur Anschauung. Wir sehen hier die Chorda nur noch durch einen dünnen Zellstrang in Verbindung mit dem Entoderm.

Derartige Bilder sind bis dahin nur von Selenka[1] beim Opossum unter dem irreleitenden Namen der Gaumentasche beschrieben und abgebildet. Selenka vergleicht sie einer „verästelten, schlauchförmigen Drüse"; er gedenkt der Möglichkeit, „ob die Gaumentasche als solche bei irgend welchen Vorfahren der Beutelthiere als secernirende Drüse fungirt habe", und kommt nach längeren Auseinandersetzungen endlich dazu, zu erklären, dass die Gaumentasche weiter nichts ist, als das vordere Chordaende. Er hält sie „für eine Hemmungsbildung oder besser gesagt für eine die Degeneration anzeigende Wucherung des vorderen Chordarohres". Uebrigens kann man auch an geeigneten Querschnitten nachweisen, dass die Sonderung der Chorda vom Entoderm in unmittelbarer Nähe der Rachenhaut früher erfolgt, als weiter caudalwärts.

In den der völligen Loslösung der Chorda folgenden Stadien besteht

---

[1] E. Selenka, *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Thiere.* Hft. IV. 2. Hlfte. Das Opossum. Wiesbaden 1887. S. 153 f. Taf. XXX, Figg. 1—3 nebst Schema *A—F.*


Digitized by Google

die Chorda in ihrem cranialen Theil noch aus einer ziemlich hohen, aber dünnen Zellplatte, die caudalwärts in einen im Kreise angeordneten Zellkranz übergeht.

Wir haben einen Längsschnitt aus diesem Stadium (Figg. 29a—c) schon früher zum Belege für die nachträgliche Umordnung der Chordazellen verwerthet. Schliesslich bleibt, indem die dargestellte kreisförmige Umordnung der Chordazellen immer weiter cranialwärts vorschreitet, am oberen Ende nur noch eine Art Knopf übrig, der dann auch bald verschwindet. Ich bilde auch einen Schnitt durch eine so mit einem Knopf gezierte Chorda ab. Dieser Schnitt beweist also, dass es zeitweise, wenn auch nur ganz vorübergehend, einen Chordaknopf giebt (Figg. 42a und b). Dies Stadium ist Mihalkovics[1] entgangen, der im übrigen gegen den Dursy'schen Chordaknopf[2] mit Recht polemisirt; denn es ist allerdings wohl kaum nöthig, hinzuzufügen, dass der hier beschriebene Chordaknopf mit dem Gebilde, welches Dursy beschreibt, nichts zu thun hat.

Doch haben uns diese letzten Beobachtungen um ein weniges von unserem geraden Wege abgeführt. Es handelte sich für uns zunächst um die Bestätigung der Strahl-Carius'schen Angaben über die von ihnen sogenannte primitive Rachenhaut. Ich glaube, wir haben dieses Ziel erreicht und können uns nun dazu wenden, die Folgerungen aus unseren Beobachtungen zu ziehen.

Zuvörderst fällt uns hier ins Auge, dass die Anlage des primären Mundes, denn als solchen werden wir doch die Durchbruchstelle von Ectoderm und Entoderm zu betrachten haben, scheinbar rein dorsal liegt, und dass er erst durch weitere Wachthumsvorgänge, besonders das stärkere Wachsthum der Medullarplatte, ventralwärts gedrängt wird. Hierbei verdient noch ausserdem hervorgehoben zu werden, dass in den frühesten Stadien, in welchen ich bereits die sogenannte primitive Rachenhaut habe nachweisen können, die Medullarplatte noch nicht aufgetreten ist, dass sich vielmehr eine starke, ectodermale Zellverdickung noch bedeutend vor die primitive Rachenhaut verfolgen lässt. Dass dieser aus mehreren Schichten bestehende Theil des Ectoderms (cf. Fig. 34) nicht noch zur Medullarplatte wird, geht aus der Vergleichung mit späteren Stadien hervor. Eine gute Marke bildet dabei der auch in diesem Stadium schon vor der primitiven Rachenhaut zwischen Ectoderm und Entoderm liegende Mesoblast. Uebrigens ist auch noch bei Embryonen, bei welchen das Medullarrohr schon ganz deutlich differenzirt ist, das Ectoderm vor dem Medullarrohr beträchtlich

---

[1] Mihalkovics, Wirbelsaite und Hirnanhang. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1875. Bd. XI. — *Entwickelungsgeschichte des Gehirns.* Leipzig 1877.

[2] Dursy, *Entwickelungsgeschichte des Kopfes.* Tübingen 1868.

Digitized by Google

verdickt (Figg. 35, 36). Man ist nach diesen Betrachtungen versucht, an der Stelle der primitiven Rachenhaut die phylogenetische, von manchen Seiten geforderte Durchbohrung des Centralnervensystems durch das Schlundrohr zu suchen. Das Gehirn würde dann nur dem ventralen Ganglion der Arthropoden entsprechen, das dorsale Ganglion in frühester Zeit durch die auch noch vor der Stelle der primitiven Rachenhaut vorgefundene Ectoblastverdickung angedeutet sein, später aber nicht zur Ausbildung gelangen. Man hat früher die Stelle der hypothetischen Durchbohrung des Gehirns durch Hypophyse und die Deckmembran des vierten Ventrikels (Dohrn) oder durch Hypophyse und Epiphyse (Owen) angedeutet sehen wollen. Dohrn[1] aber, welcher diese Hypothese zunächst aufgestellt hatte, verliess sie bald wieder und sieht jetzt in der Hypophyse eine rudimentäre Kiementasche. Nach Dohrn kam Owen[2] selbständig zur gleichen Ansicht. Zur Zeit ist dieselbe aber durch die Entdeckungen, dass wir in der Epiphyse ein verkümmertes einfaches Auge zu sehen haben und dass die Hypophyse vom Ectoderm stammt, durchaus hinfällig geworden.

Was nun meine eben ausgesprochene Vermuthung anlangt, so bin ich mir vollkommen bewusst, dass dieselbe durchaus nicht als sicher begründet angesehen werden kann. Znnächst kann ich mir darüber kein Urtheil erlauben, ob es statthaft ist, so weitgehende Homologien, wie sie zur Annahme einer Durchbohrung des Centralnervensystems der Wirbelthiere geführt haben, zwischen Wirbelthieren und Wirbellosen anzunehmen. Ich muss mich in diesem Punkte vorerst auf die Autorität von Dohrn und Owen berufen. Diesen aber stehen andere Autoritäten gegenüber. Abgesehen davon, dass noch von sehr beachtungswerther Seite (Kölliker[3]) ein polyphyletischer Ursprung der Thiere vertreten wird, braucht man auch als Anhänger einer monophyletischen Theorie nur eine sehr frühe Trennung der Stammbäume anzunehmen, um die oben ausgesprochene Forderung zu umgehen. Dann fehlen ausgedehnte vergleichende Untersuchungen, zu denen ich bis jetzt nur die Anfänge gemacht habe. Doch erscheint es mir schon jetzt sehr fraglich, ob selbst eine durch alle Typen des Wirbelthierreichs durchgeführte Untersuchungsreihe die Frage der Ent-

---

[1] A. Dohrn, *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels.* Genealogische Skizzen. Leipzig 1875. — *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.* III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri. *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel.* Leipzig 1883. Bd. IV. S. 182 ff.

[2] R. Owen, On the homology of the conario-hypophysical tract etc. *Proceedings of the Linnean Society.* Vol. XVI. Nr. 90. — Vergl. auch Kölliker, *Entwickelungsgeschichte*, 2. Aufl., S. 534, und J. Beard, The old mouth and the new. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 15—24.

[3] A. Kölliker, *Grundriss.* Leipzig 1884. S. 8.

Digitized by Google

scheidung näher bringen würde, und so will ich die Gesichtspunkte, welche mich zu meiner Vermuthung geführt haben, hier kurz erwähnen. In der Ontogenie keines Wirbelthieres findet sich die geringste Spur einer Durchbohrung des Gehirns auch nur angedeutet. Dass es nicht mehr möglich ist, die Epiphyse und die Hypophyse in diesem Sinne zu deuten, wurde schon gesagt. Auch hätte das sehr späte Auftreten dieser Bildungen von vornherein zur Vorsicht mahnen müssen. Das, was schliesslich bei einem Thiere ventral oder dorsal wird, erscheint mir secundär, und zwar durch die Stellung des Mundes, bedingt zu sein. Der Mund ist wie der Blastoporus an einem Indifferenzpunkt gelegen und kann sich nach jeder Seite mit gleichem Rechte wenden. Demnach würde ich es nicht für unmöglich halten, dass die sogenannte Bauchseite der Arthropoden der Dorsalseite der Vertebraten homolog sei, womit sich dann auch die Umwachsungsverhältnisse des Dotters auf das beste vereinigen lassen. Bliebe hiernach bei den Vertebraten der Mund in seiner ursprünglichen Lage, so würde sich auch bei ihnen die jetzige Dorsalseite zur ventralen Seite ausbilden; der Dottersack würde dorsal liegen wie bei den Arthropoden. Ebenso würden sich die Extremitäten nach der jetzigen Dorsalseite hin ausbilden, und bleibt es hierbei ganz gleichgiltig, ob man sich zu Gegenbaur's Theorie, welche die Extremitäten aus Kiemenstrahlen ableitet, bekennen will, oder ob man der Auffassung von Thacher, Mivart, Balfour und Dohrn zuneigt, welche die Extremitäten aus seitlichen Flossensäumen sich entwickeln lassen. Nicht ohne Wichtigkeit ist es sicher, dass auch bei Amphioxus, worauf schon His[1] aufmerksam macht, die Stelle des Mundes sich zunächst der Dorsalseite zuwendet.

Nicht vereinbar ist natürlich mit der ausgesprochenen Vermuthung die Entstehung des Mundes aus Kiementaschen. Ich glaube aber, dass gegen diese Theorie eine ganze Reihe schwerwiegender Gründe anzuführen ist. Zunächst spricht dagegen das so ausserordentlich frühe Auftreten der primitiven Rachenhaut, die in einem Stadium, wo an Kiementaschen sonst noch gar nicht zu denken, schon deutlich und zwar einfach angelegt ist. Ferner geht die Bildung von Kiementaschen immer zunächst vom Entoderm aus; dies ist aber bei der Mundbildung nicht der Fall. Ja man kann dieselbe ebenso wenig aus einer Einstülpung des Ectoderms ableiten, da die Mundbucht keine Einbuchtung des Ectoderms im eigentlichen Sinne, sondern durch das schnelle Wachsthum des Gehirns hervorgerufen ist.

Doch wenden wir uns nach diesem etwas weiten Ausflug in das Gebiet der Speculation wieder zu unseren Praeparaten zurück, und ziehen wir

[1] W. His, Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. *Dies Archiv.* 1887. S. 428 und Fig. 4.

Digitized by Google

eine zweite, vielleicht noch wichtigere Folgerung aus denselben. Wir sahen, dass die Chorda bis zur primitiven Rachenhaut reicht; die primitive Rachenhaut liegt in frühen Stadien vor der Medullarplatte; folglich reicht die Chorda in eben diesen Stadien bis an das vordere Ende der Medullarplatte. Erst später schiebt sich in Folge ihres stärkeren Wachsthums die Medullarplatte über die primitive Rachenhaut und zugleich über das vordere Chordaende. Dies muss, wenn man eine den Metameren entsprechende Eintheilung des Gehirns vornehmen will, wohl in Betracht gezogen werden. Das Princip der keilförmigen Metamerenstücke des Kopfes (His) tritt nämlich bis zu einem gewissen Grade selbst schon vor der Biegung der Kopfaxe in Kraft und complicirt so die vorliegende Frage. Es dürfte daher absolut unmöglich sein, jedem Chordastück seinen entsprechenden Gehirn- bezw. auch seinen Schädelabschnitt zuzuweisen, da die Ueberwachsung in den einzelnen Abschnitten und Zeitpunkten sowohl in verschiedener Richtung, als auch in verschiedenem Tempo stattfindet. Dazu kommt eine Umordnung der Chordazellen, auf welche schon an früheren Stellen hingewiesen worden ist; ferner wird die Chorda wohl sicher stellenweise gedehnt. An anderen Stellen stauen sich hingegen vorübergehend ihre Elemente. Um sich das zu vergegenwärtigen, möge man nur an die Figg. 1—4 und 30 denken.

Erwägen wir weiter, dass im Gehirnrohr bald Knickungen und Krümmungen eintreten, bedenken wir endlich, dass die Chorda auf der Strecke von der Basis der primitiven Rachenhaut an bis zu der Stelle, an welcher sich ihr Zusammenhang mit dem Entoderm zuletzt löst, sich auf den Chordaknopf reducirt, so dürfte hiermit die behauptete Unmöglichkeit, jedem Chordastück das zugehörige Gehirn- und Schädelstück zuzuweisen, hinreichend dargethan sein. Doch gelingt auch dieses nicht, so wollen wir wenigstens versuchen, die Lage des vorderen Chordaendes zum Medullarrohr und später zum Gehirn sicher zu stellen.

Dies scheint auf den ersten Blick schon mit unserer Feststellung gethan zu sein, dass die Chorda bis an das vordere Ende der Medullarplatte reicht. Man könnte geneigt sein, daraus zu folgern, dass das vordere Ende der Medullarplatte dauernd dem vorderen Ende der Gehirnbasis entsprechen würde. Die Sache liegt aber nicht so einfach. In dem weiteren Lauf der Entwickelung kommen bei dem Vorwärtswachsen des Medullarrohres Theile des Gehirns an die Basis zu liegen, welche sich durch Nahtbildung schliessen.

Dies übrigens auch vor ihm schon bekannte Verhalten hat für das Hühnchen His[1] ganz richtig dargestellt.

---

[1] W. His, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* Leipzig 1868. Taf. VIII.



Ganz ebenso verhält es sich nun auch beim Säugethier, sowohl bei Kaninchen- als bei Meerschweinchenembryonen.

Da ist es denn zunächst sehr die Frage, welches definitive Hirngebilde dem ursprünglichen Vorderende der Medullarplatte entspricht. Besonders schwer festzustellen ist dies beim Hühnchen, dessen Gehirn beim Schluss des Medullarrohres noch sehr wenig differenzirt ist. Hier glaubte von Baer[1] den Trichter als das Vorderende der primären Gehirnbasis ansehen zu müssen. Ihm folgen His, Dursy, Mihalkovics und Löwe.

Bei His muss dabei hervorgehoben werden, dass die Fig. 13 seiner neuesten hierauf bezüglichen Veröffentlichung[2] der im Text ausgesprochenen Ansicht nicht entspricht, sondern darnach das Chiasma nerv. optic. noch der ursprünglichen Basis angehören würde. Den genannten Autoren gegenüber stehen Reichert[3] und Kölliker.[4] Sowohl Kölliker als Reichert führen die Abgangsstellen der Augenblasen als Beweis an. Reichert sagt:

„Von den drei Gehirnbläschen nimmt anfänglich das erste vorherrschend an Grösse zu. Es erweitert sich hierbei besonders nach den Seiten, zugleich aber auch nach vorn und, in der Gegend des vorderen Schlussstückes der Röhre, gegen die Basis des Schädels hin. Die tiefste Stelle liegt hier hinter der Insertionsstelle der Nervi optici (Chiasma nervorum opticorum) und entspricht der Gegend, wo sich der Trichter der dritten Hirnkammer mit dem Hirnanhange ausbildet. Aus dieser Lage des Infundibulums überzeugt man sich leicht, dass letzteres nicht als das vordere Ende der Gehirnröhre betrachtet werden könne, wie es gewöhnlich geschieht, und in diesem Sinne auch zur Erläuterung anatomisch-pathologischer Processe verwerthet wurde (Virchow). Die Anlage des Infundibulum liegt gegenwärtig — verhältnissmässig weit vom vorderen Abschluss des Gehirns entfernt — in dem hinteren Abschnitt des ersten Gehirnbläschens. Der vordere Abschluss des Gehirns ist genetisch vor dem Chiasma nervorum opticorum in der späteren Lamina terminalis der dritten Hirnkammer zu suchen."

Ich muss nun nach meinen Untersuchungen durchaus Kölliker und Reichert beistimmen und muss zur Entscheidung dieser Frage mit allem Nachdruck auf Säugethierembryonen verweisen. Wie nämlich schon Bischoff's Abbildungen zeigten und wie man auch auf den Tafeln von van Beneden, Heape und bei Kölliker selbst vergleichen kann, legen sich die Augenblasen bei Säugethieren schon sehr früh an. Dieselben sind schon zu einer Zeit, wo das Medullarrohr noch nirgends geschlossen ist,

[1] von Baer, *Entwickelungsgeschichte.* Bd. II. S. 108.

[2] W. His, *Zur Geschichte des Gehirns* u. s. w. 1888. S. 351. Fig. 13.

[3] C. B. Reichert, *Der Bau des menschlichen Gehirns.* Leipzig 1861. II. Abtheilung. S. 12.

[4] Kölliker, *Entwickelungsgeschichte* u. s. w. S. 506. 526. 527.

Digitized by Google

deutlich kenntlich. Man kann dann bei Säugern allerdings kaum schon von Augenblasen sprechen. Es sind vielmehr die ersten Anlagen der Augen flache, sagen wir, löffelförmige Ausladungen zu beiden Seiten des vordersten Theiles der Medullarplatte. Der Verschluss und damit die Umbildung zu den wahren primären Augenblasen findet, theils durch weitere Aussackung, theils durch eine Art Nahtbildung statt, wie das die Figg. 43, 44, 45 zeigen. Dieselben sind nach Praeparaten aus einer Serie von Sagittalschnitten durch einen Meerschweinchenembryo gezeichnet, und zwar stammen sie aus der Serie, deren drei mediane Schnitte schon in den Figg. 30, 31, 32 zur Darstellung gebracht worden sind.

Auf dem am meisten lateral gelegenen der abgebildeten Schnitte (Fig. 43) lässt sich erkennen, dass die Augenanlage in ihren lateralen Theilen schon zum Augenbläschen geschlossen ist. Ein weiter median gelegener Schnitt (Fig. 44) zeigt, wie sich der Verschluss vorbereitet. In Fig. 45, welche wieder einem weiter median liegenden Schnitt entspricht, klafft die Augenanlage noch weit nach vorn und oben.

Diese Bildung der Augenblase ergiebt nun, dass nicht das Infundibulum der vorderste Punkt der primären Gehirnbasis ist, sondern dass auch noch das Chiasma nerv. opt. derselben angehört.

Ausser diesem schon von Kölliker und Reichert geführten Beweis giebt es noch einen zweiten. Auch er ist dadurch möglich, dass bei den Säugern der Schluss des Medullarrohres so spät stattfindet. Hier ist nämlich, wie aus den für die Geschichte der Rachenhaut benutzten Figuren (34—37) leicht ersichtlich, zu beweisen, dass sich die Medullarplatte über das vordere Chordaende herüberschiebt. Das vordere Chordaende geht aber noch in späteren Stadien (Figg. 39 und 40a und b) bis zur Basis des Hypophysentäschchens; also ist der unmittelbar vor dem Anfang der Hypophysentasche liegende Theil der Gehirnbasis nicht durch Nahtbildung entstanden, sondern entspricht noch der primitiven Gehirnbasis. Das Infundibulum gar entsteht erst hinter der Hypophysentasche (Fig. 42a und b), kann also noch viel weniger dem vorderen Ende der primären Gehirnbasis entsprechen.

Nach diesen Feststellungen können wir also sagen: dem vorderen Ende der Chorda entspricht eine Stelle der definitiven Gehirnbasis, welche vor dem Chiasma nerv. optic. gelegen ist, und ebenso wenig wird man berechtigt sein, die daraus gezogene Folgerung zu bestreiten, dass die Chorda auch Beziehungen zu der Schädelbasis vor der hinteren Lehne des Türkensattels hat. Es folgt dies aus dem von His zuerst hervorgehobenen und von uns erweiterten Gesetz, dass es bei der Verschiebung von Medullarrohr und Chorda nicht möglich ist, die etwaigen Metameren des Kopfes in der Weise abzugrenzen, wie man das bis dahin vielfach zu thun ver-

Digitized by Google

sucht hat,[1] so nämlich, dass man das direct über einem Theil der Chorda befindliche Stück des Gehirns und Schädels, als zu diesem Theil der Chorda gehörig betrachtete. Diese Annahme ist nach den obigen Auseinandersetzungen unhaltbar geworden, und an ihre Stelle muss die Vergleichung keilförmiger oder noch complicirter gestalteter Stücke treten. Wie solche Keile im Einzelnen zu bestimmen sind, das ist zunächst ganz unmöglich festzustellen. Jedenfalls aber muss man die Lehre von dem principiellen Unterschied eines chordalen und praechordalen Theiles der Schädelbasis fallen lassen. Wohl liegt ein Theil der Schädelbasis vor der Chorda, aber derselbe würde jedenfalls theilweise bei einer Eintheilung in Metameren mit in die zu construirenden Keile hereingezogen werden müssen. Es würden augenscheinlich gerade in dem definitiven vorderen Chordaende eine Anzahl solcher Keile mit ihren Spitzen zusammentreffen.

Man kann diese Verhältnisse vielleicht auch so ausdrücken, dass man sagt: das vordere Chordaende beherrscht Theile der Schädelbasis, welche beträchtlich vor ihm liegen. Dass bei diesen Betrachtungen auch die Chordaanschwellungen, welche Kölliker und nach ihm Mihalkovics und Löwe im hinteren Theil der Schädelbasis gefunden haben, an Bedeutung eingebüsst haben, liegt auf der Hand. Jedenfalls sind sie nicht zur Construction von einer den ganzen Schädel umfassenden Wirbeleintheilung zu verwenden. Wenn, wie das eine Anzahl neuer Forscher (Rosenberg, Stöhr, Froriep) meinen, noch in verhältnissmässig späten Stadien der Phylogenie die Aufnahme neuer Wirbelelemente in das Schädelgefüge angenommen werden muss, so wird man sich versucht fühlen, sie in diesem Sinne zu verwerthen. Doch sprechen auch gewichtige Gründe gegen eine solche Auffassung, und da es mir Zeit und Raum verbieten, diese Frage hier in einer ihrer Wichtigkeit entsprechenden Weise zu discutiren, will ich mich mit dem kurzen Hinweise auf sie begnügen.

Es bliebe uns jetzt, nachdem wir die Beziehungen der Chorda zum Darm, zum Gehirn und zur Wirbelsäule betrachtet haben, noch übrig, die Verhältnisse derselben zu einem Organ, mit dessen Entstehung man sie vielfach in Beziehung gebracht hat, zu der Hypophyse, in Betracht zu

[1] Ich habe in dieser Arbeit P. Albrecht's Streit mit Kölliker keine weitere Erwähnung gethan. Die betreffenden Schriften sind in das Litteraturverzeichniss aufgenommen. Im übrigen glaube ich, dass man den Behauptungen P. Albrecht's mehr Bedeutung beigemessen hat, als sie verdienen. Für Jeden, der sich mit Embryologie befasst, war die Frage sofort gegen Albrecht entschieden. Eine ausführliche Widerlegung hat übrigens Paulisch gegeben. Doch sind seine Figuren für die feineren Verhältnisse, wie eine Vergleichung derselben mit den Figg. 38, 39 und 40 meiner Arbeit ergiebt, nicht ganz zureichend; für seinen Zweck, Albrecht zu widerlegen, reichen sie vollkommen hin.

Digitized by Google

ziehen. Die Ansicht, dass sich die Hypophyse ganz oder doch theilweise aus dem vorderen Ende der Chorda dorsalis entwickelt (Reichert, Dursy) brauche ich wohl heute nicht weiter zu berücksichtigen. Die Hypophyse geht, wie das zuerst von Götte und Balfour angegeben wurde, zu einem Theil (Hypophysentasche, Rathke'sche Tasche) aus dem Ectoderm der Mundbucht, zum anderen Theil (dem hinteren Läppchen, welches mit dem Infundibulum in Verbindung steht und embryologisch wohl kurzweg auch als Infundibulum bezeichnet wird) aus dem Hirn hervor. Auch diese Vorgänge hat man nun mit dem vorderen Chordaende, wenigstens insofern in Beziehung zu bringen gesucht, dass man meinte, das mit dem Ectoderm bezw. dem Entoderm des Vorderdarmes, bei den Autoren, welche daraus das Hypophysentäschchen ableiteten, und der Hirnbasis verlöthete, vordere Chordaende brächte durch einen Zug die Bildung des Hypophysentäschchens und des Infundibulums hervor. Auch diese Meinung ist leicht zu widerlegen; denn eine solche Verlöthung hat eben nie statt. Auch stimmt damit die Lage der Chordaspitze zur Hypophysentasche beim Säugethiere durchaus nicht.

Dies hat schon Mihalkovics[1] genügend hervorgehoben. Nur stimmt die Erklärung, welche Mihalkovics selbst giebt, ebenso wenig mit den thatsächlichen Verhältnissen. Mihalkovics ist ein Fanatiker des mechanischen Erklärungsprincips. Die Rachenhaut, welche Mihalkovics ursprünglich fälschlich aus drei, nicht, wie oben nachgewiesen, aus zwei Schichten bestehen lässt, soll durch die Dehnung, welche das pulsirende Herz an ihr ausübt, reissen. Das Hypophysentäschchen soll dann wesentlich dadurch entstehen, dass sich der obere Stumpf der durchrissenen Rachenhaut gegen den Spheno-ethnoidal-Theil des Schädels anlegt. Dies ist nun aber, wie ich aus den Figg. 38, 39, 40 beweisen kann, durchaus falsch. Beim Kaninchen legt sich nämlich, worauf auch schon Kölliker[2] hingewiesen hat, die Hypophysentasche an, bevor die Rachenhaut durchreist, und ebenso wenig ist die Rede davon, dass der Stumpf der Rachenhaut sich an die Schädelbasis anlegt. Schliesslich kann ich auch keinerlei Gründe dafür einsehen, dass der Trichterfortsatz durch Druck der Hypophysentasche gegen die Gehirnbasis zu Stande kommt. Doch ist das am Ende nicht zu beweisen und nicht zu widerlegen. Jedenfalls bleibt uns Mihalkovics, dem doch zunächst die Beweislast zufallen dürfte, den Beweis vollkommen schuldig.

---

[1] Mihalkovics, Wirbelsaite und Hirnanhang. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1875. Bd. XI.

[2] A. Kölliker, Embryologische Mittheilungen. *Festschrift der naturforschenden Gesellschaft in Halle.* 1879.

Digitized by Google

Versuchen wir es nun zum Schluss, die Resultate der vorliegenden Arbeit noch einmal übersichtlich zusammenzustellen, so sind zunächst eine Reihe von Thatsachen aufzuzählen, welche durch dieselbe zum kleineren Theil neu festgestellt, zum grösseren Theil nur fester begründet wurden:

1. ergab es sich, dass die Verbindung des Kopffortsatzes des Meerschweinchens mit dem Entoderm eine secundäre ist[1];

2. dass das definitive Darmepithel der Säuger aus der unteren Keimschicht des zweiblättrigen Keimes hervorgeht;

3. dass die Rachenhaut bei Kaninchen und Meerschweinchen sehr früh, noch bevor die Gehirnbeuge eingetreten ist, angelegt wird und deswegen scheinbar dorsal liegt;

4. dass die primäre Rachenhaut von Anfang an zweischichtig ist;

5. dass die Chorda bis zur primitiven Rachenhaut, also zunächst bis an das Vordertheil des Medullarrohres, reicht und es folglich keinen praechordalen Theil der primitiven Gehirnbasis giebt;

6. dass das Vorderende der primitiven Gehirnbasis bei dem ausgebildeten Gehirn nicht am Infundibulum, sondern davor zu suchen ist, dass jedenfalls das Chiasma der primitiven Gehirnbasis angehört;

7. dass die Chorda nach dem Durchreissen der Rachenhaut noch eine Zeit lang in Verbindung mit dem Entoderm bleibt;

8. dass die letzte Verbindungsstelle der Chorda und des Entoderms nicht an der Stelle der Rachenhaut, sondern etwas mehr caudal liegt. Bei der endlichen Abschnürung entstehen Bilder, welche Selenka zu der Aufstellung seiner Gaumentasche geführt haben;

9. dass die Entstehung der Chorda weder mit der Hypophyse, noch mit der primitiven Rachenhaut, weder in directer, noch auch in mechanischer Beziehung steht.

Ferner hat die Arbeit gezeigt, dass die bis jetzt aufgestellten Theorien der Gastrulation für das Säugethierei nicht durchzuführen sind und dass dies insbesondere auch von den neuesten Versuchen auf diesem Gebiete, von den Theorien von Rabl und van Beneden, gilt. Einer solchen rein negirenden Kritik gegenüber kann man nun in der That das Verlangen nach einer Neuordnung des wieder auf einen Haufen zusammengeworfenen Thatsachenmaterials, wo nicht gerechtfertigt, so doch natürlich finden. Leider ist nun der Autor nicht im Stande, diesem Verlangen nachzukommen, aber er hofft doch einige Gesichtspunkte aufstellen zu können, welche bei einem neuen Versuche, die Gastrulationstheorie auf die Säuger auszudehnen, nicht ausser Acht gelassen werden dürften. Diese Gesichts-

[1] Dieser Nachweis ist mir jetzt, nach Abschluss der Arbeit, auch für das Kaninchen geglückt.

Digitized by Google

punkte verdankt er zum Theil dem Studium der Duval'schen Arbeiten. Es ist nicht recht ersichtlich, warum die sorgfältigen und klaren Arbeiten dieses verdienstvollen Forschers so wenig gewürdigt worden sind und gewürdigt werden. Die veröffentlichten Untersuchungen Duval's betreffen zwar bislang fast nur das Vogelei, aber es ist klar, dass unsere Erkenntniss der ersten Entwickelungsvorgänge am Säugethierei sich mit auf das Studium des Sauropsideneies werden begründen müssen. Für das Vogelei ist es nun Duval gelungen, die Rudimente einer Furchungshöhle nachzuweisen. Duval hat gezeigt, wie an den Rändern der Keimscheibe die obere Keimschicht zunächst direct in die untere übergeht. Er hat ferner gezeigt, dass der Primitivstreifen zunächst aus dem Rande der Keimscheibe entsteht. Alle diese wichtigen Resultate der Duval'schen Untersuchungen kann ich hier nur kurz erwähnen und muss den Leser auf die Originale verweisen. Es soll nur noch darauf hingewiesen werden, dass Duval die subgerminale Höhle des Hühnchens als Urdarmhöhle auffasst. Der Urdarm liegt also nach Duval unter der unteren Schicht des zweiblätterigen Sauropsidenkeimes. Ebenso glaube ich, dass wir das Homologon des Urdarmes unter der zweiten Schicht des zweiblätterigen Säugethierkeimes zu suchen haben. Doch würde demselben nicht die ganze Höhle des Bläschens entsprechen, sondern nur ein ideeller Spaltraum zwischen der unteren Keimschicht und dem Inhalt des bläschenförmigen Keimes, welchen Inhalt ich dem Dotter homologisiren möchte. Die untere Keimschicht des zweiblätterigen Säugethierkeimes entspricht aber nicht dem gesammten Urdarmepithel des Amphioxus, sondern nur den Theilen desselben, welche zum definitiven Darm werden. Man hat wahrscheinlich beim Säugethier zwei Phasen der Gastrulation zu unterscheiden, bei deren erster der eigentliche Darmentoblast, das Enteroderm (Götte), gebildet wird, in deren zweiter es zur Bildung von Chorda und Mesoderm kommt. In diesem Sinne lassen sich vor allem Selenka's[1] Bilder beim Oppossum verwerthen, und es mögen hier einige Praeparate vom Kaninchen noch eine Stelle finden, welche eine ähnliche Deutung nahe legen. Die in Figg. 46 a und b und in Fig. 47 abgebildeten Praeparate stammen von einem fünf Tage alten Kaninchenei. Dasselbe wurde von der Zona pellucida befreit, mit Picro-Carmin gefärbt und nach den üblichen Vorbereitungen in eine Schnittserie zerlegt. Von diesen zeigen uns die Figg. 46 a und b und Fig. 47 die wichtigsten. Fig. 46 a giebt uns ein Uebersichtsbild. Wir sehen, dass fast die Hälfte der Keimblase nur aus Ectoblast gebildet wird, also einschichtig ist. Die andere Hälfte der Keimblase ist zum grösseren Theil zweischichtig, zum kleineren dreischichtig, und zwar dreischichtig über dem Embryonalbezirk,

---

[1] Selenka, *Opossum*. Taf. XVIII, Figg. 2. 3. 4.

Digitized by Google

indem über dem verdickten Ectoblast noch die spärlichen Zellen einer Rauber'schen Deckschicht zu bemerken sind. Die Lage der unteren Keimschicht ist nicht continuirlich, sondern man erkennt ziemlich weit vorgeschobene Zellen, welche in keinem Zusammenhange mit dem Gros des Entoderms stehen. Im Allgemeinen sind die Entodermzellen schon vermöge ihrer Färbung sehr deutlich von den Zellen des Ectoderms zu unterscheiden. Die Zellen des Entoderms haben nämlich in den vorliegenden Praeparaten eine tiefdunkle Färbung angenommen, während die Ectoblastzellen nur blass gefärbt sind. An einer Stelle nun bei *B. P.* treten die dunklen Zellen an die Oberfläche der Keimblase und erscheinen hier auch die direct angrenzenden Ectodermzellen dunkler gefärbt, so dass eine ganz scharfe Abgrenzung von Ectoderm und Entoderm an dieser Stelle nicht möglich ist. Fig. 46 b giebt die Stelle *B. P.* bei sehr starker Vergrösserung, Fig. 47 einen angrenzenden Schnitt, der leider nicht ganz intact ist, weil links in der Figur eine Entoblastzelle aus ihrer Lage gerissen und in das Innere der Keimblase dislocirt ist. Fig. 47 bestätigt im wesentlichen die Verhältnisse, welche uns Figg. 46 a und b. gezeigt haben.

Wir haben also hier in einem Stadium, welches der Bildung des Primitivstreifens beträchtlich vorangeht, eine Verbindung der beiden Schichten des zweiblätterigen Keimes, zwar nur an einer ganz beschränkten Stelle, aber hier scheint ein Uebertreten von Zellen aus der oberen in die untere Schicht stattzufinden. Ich habe dergleichen Bilder bis dahin nicht wieder erhalten und erwähne den Befund deswegen hier nur anhangsweise, da ich wohl weiss, dass ein vereinzelter Befund nicht beweisend sein kann; aber zusammengehalten mit den Bildern von Opossum bei Selenka und vom Maulwurf bei Heape[1] erscheint er mir doch nicht ganz ohne Werth.

Der Gedanke aber, dass die Gastrulation in zwei Phasen zerlegt werden kann, ist durchaus nicht so ohne weiteres aus der Luft gegriffen. Wir finden derartige Vorgänge bei den Wirbellosen deutlich genug. Wenn es mir nun natürlich auch fern liegt, hier strenge Homologien ziehen zu wollen, so sind doch derartige Erscheinungen sicherlich als Analogie zu verwerthen.[2]

[1] W. Heape, The development of the mole. *Quarterly Journal of microscopical Science.* 1883. Vol. XXIII. Taf. XXX, Fig. 31.

[2] Vgl. auch: Hubrecht, Die erste Anlage des Hypoblastes bei den Säugethieren. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 906.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XXII—XXV.)

Folgende Abkürzungen gelten für sämmtliche Figuren:

A. = Anlage der primären Augenblase.
All. = Allantois.
Amn. = Amnion.
Amn.F. = Amnionfalte.
Amn.H. = Amnionhöhle.
Ao. = Aorta.
B.P. = Blastoporus.
Chi. = Chiasma oder Stelle desselben.
C. = Coelom.
Ch. = Chorda.
Ch.c. = Chordacanal.
s.Ch.c. = secundärer Chordacanal.
Chn. = Chorion.
D.Sch. = Rauber's Deckschicht.
Ekt. = Ectoblast.
En. = Entoblast.
H. = Herz.
v.H. = Vorderhirn.
Hp. = Hypophysentäschchen.
Inf. = Infundibulum.
K.D. = Kopfdarm.
M. = Medullarplatte bezw. Medullarrohr.
Ms. = Mesoblast.
O. = Ohrbläschenanlage.
Pc.H. = Pericardialhöhle.
Pr. = Primitivstreifen.
R. = Rachenhaut.
m.Sch.B. = mittlerer Schädelbalken.
U.w. = Urwirbel.
V.o.m. = Vena omphalo-mesenterica.

Taf. XXII.

(Figg. 1—18.)

Figg. 1—4 a und b. Querschnitte durch das craniale Ende eines Kaninchenembryo von 12 Urwirbelpaaren, um die Schwankungen in dem Durchmesser der Chorda zu demonstriren.

Figg. 1a—4a sind mittelst des His'schen Embryographen 50mal vergrössert gezeichnet.

Figg. 1b—4b sind bei Seibert Obj. V, Oc. I mit eingeschobenem Tubus mit dem Abbé'schen Prisma entworfen.

In Fig. 1 ist dorsal die Chorda noch nicht vom Entoblast gesondert, ventral, wo der Schnitt unmittelbar cranial von der Rachenhaut getroffen hat, liegt zwischen Ectoderm und Entoderm noch einmal die hier schon deutlich vom Entoderm gelöste Chorda.

Digitized by Google

Figg. 5 und 6. Mediane Sagittalschnitte durch das caudale Ende zweier Meerschweinchen, um das Wachsthum der Chorda mit Canalbildung zu zeigen. Fig. 5 von einem Meerschweinchen von einem Urwirbelpaar, Fig. 6 von einem Meerschweinchen von drei bis vier Urwirbelpaaren.

Mit dem His'schen Embryographen 50 mal vergrössert gezeichnet.

In Fig. 5 mehr ein blosser Spalt, in Fig. 6 ein deutlicher Canal.

Figg. 7 und 8. Zwei auf einander folgende Querschnitte durch einen Meerschweinchenembryo, kurz vor der Anlage des ersten Urwirbelpaares, zeigen das Chordawachsthum ohne Canalbildung.

Vergrössert 50 mal mit dem His'schen Embryographen.

Figg. 9 und 10 Zwei auf einander folgende Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von sechs bis sieben Urwirbelpaaren zeigen das Wachsthum der Chorda ohne Canalbildung.

Vergr. 50 mal mit dem His'schen Embryographen.

Figg. 11 — 14 a und b. Aufeinander folgende Querschnitte durch das Hinterende eines Kaninchenembryo von etwa 10 Urwirbelpaaren, demonstriren das Wachsthum der Chorda mit Canalbildung beim Kaninchen. Die Länge dieses Canals beträgt nur die Dicke eines Schnittes (Figg. 12 a und b), also $^{1}/_{100}$ mm; in Figg. 13 a und b wird die Chorda in das Entoderm eingeschaltet, um in Fig. 15 bereits wieder vom Entoderm unterwachsen zu werden.

Vergrösserung von Figg. 11 a — 14 a 50 mal mittelst des His'schen Embryographen, Figg. 11 b — 14 b. Seibert V, Oc. I, eingeschobener Tubus.

Figg. 15—18 a und b. Aufeinander folgende Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von 10 — 12 Urwirbelpaaren. Chordawachsthum ohne Canalbildung. Einschaltung der Chorda in das Entoderm nur auf zwei Schnitten (Figg. 16 und 17).

Vergrösserung wie oben.

Taf. XXIII.

(Figg. 19 — 37.)

Figg. 19 — 23 a und b. Querschnitte durch einen Kaninchenembryo, bei dem die Chorda auf dem fünften Schnitte nach ihrer Einschaltung in das Entoderm von diesem wieder unterwachsen wird.

Fig. 19. Schnitt vor der Einschaltung, kein Chordacanal.

Figg. 20 a und b. Schnitt durch die Einschaltungsstelle.

Fig. 21. Sechs Schnitte weiter cranial.

Fig. 22. Schnitt vor der Ausschaltung, sieben Schnitte weiter cranial.

Figg. 19 a und b. Sechs Schnitte cranial von der Ausschaltung; die Chordazellen beginnen sich umzuordnen.

Vergrösserung wie oben.

Figg. 24 — 26. Querschnitte durch das craniale Ende eines Kaninchenembryo von 10 Urwirbelpaaren.

Fig. 24. Ausschaltung der Chorda durch Einfaltung.

Fig. 25. Unterwachsung der Chorda.

Fig. 26. Drei Schnitte weiter caudalwärts; die Chorda ist vom Entoblast nicht zu unterscheiden.

Vergrösserung 50 mal mittels des His'schen Embryographen.


Digitized by Google

Figg. 27 a und b. Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von 12 Urwirbelpaaren, zeigen den secundären Chordacanal.

Vergrösserung wie bei Figg. 11—14 a und b.

Figg. 28 a und b. Querschnitte durch einen Kaninchenembryo, zeigen die Chordaausschaltung mittels Einfaltung.

Vergrösserung wie oben.

Figg. 29 a—e. Fig. 29 a. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines Meerschweinchenembryo. Die vom Entoderm gelöste Chorda hat in den cranialen Theilen noch nicht ihre definitive Gestalt angenommen. Vergr. 50 mal.

Fig. 29 b. Ein Theil aus der vorigen Figur. 100 mal vergrössert.

Fig. 29 c. Ein Theil aus dem cranialen Theil der Chorda, sehr stark vergrössert. (Seibert V, Obj. I. Eingeschobener Tubus.)

Fig. 29 d. Ein weiter caudal gelegener Theil derselben Chorda. Vergr. wie 29 c.

Fig. 29 e. Querschnitt durch die Chorda eines Meerschweinchenembryo aus demselben Uterus an einer Stelle, die Fig. 29 d entspricht. Die gleiche Vergrösserung.

Figg. 30 — 32. Sagittale Schnitte durch einen Meerschweinchenembryo von 16 Tagen 1 Stunde. Fig. 30 der mediane, Figg. 31 und 32 die beiden benachbarten Schnitte.

Fig. 30 zeigt den aus Entoderm und Chorda bestehenden Kamm, welcher vom Kopfdarm sich dorsalwärts gegen das Medullarrohr erhebt. Vergr. 50 mal.

Fig. 33. Querschnitt durch den Kopf eines Meerschweinchenembryo, zeigt den aus Entoderm und Chorda bestehenden Kamm u. s. w. im Querschnitt; zu beiden Seiten desselben die beiden Aorten. Die Rachenhaut ist eben gerissen (*R*).

Vergr. Seibert Obj. I, Oc. I. Abbé'sches Prisma.

Figg. 34 — 37. Die medianen Sagittalschnitte durch das craniale Ende von Meerschweinchenembryonen, um die Verhältnisse von Rachenhaut, Medullarplatte bezw. -rohr und Chorda zu demonstriren. Alle durch das Oberhäuser'sche Prisma entworfen. Hartnack Obj. 3.

Fig. 34. Medianer Sagittalschnitt durch ein Meerschweinchen kurz vor der Differenzirung der Medullarplatte. Der Chordacanal zum Theil eröffnet. Dicht vor der Rachenhaut (*R*) Mesoblast.

Fig. 35. Medianer Sagittalschnitt durch einen Meerschweinchenembryo mit deutlicher Medullarplatte ohne Urwirbel. Der Mesoblast vor der Rachenhaut hat sich in ein parietales und viscerales Blatt gespalten.

Fig. 36. Medianer Sagittalschnitt durch einen Meerschweinchenembryo von vier Urwirbelpaaren.

Fig. 37. Medianer Sagittalschnitt durch einen Embryo von sechs Urwirbelpaaren. Das Ectoderm und Entoderm im Gebiet der Rachenhaut beginnen zu verschmelzen. Bei Embryonen, welche diesem ganz ähnlich sind, findet man zuweilen die Rachenhaut schon durchbrochen. Die Medullarplatte ist, wenn wir Fig. 37 mit Fig. 34 vergleichen, nicht unerheblich über die Rachenhaut vorwärts gerückt.

Taf. XXIV.

(Figg. 38 — 47.)

Fig. 38. Aus den zwei medianen Sagittalschnitten durch einen Kaninchenembryo construirt. Die Chorda an der Basis der Rachenhaut schon vom Entoderm gelöst,


Digitized by Google

weiter dorsalwärts noch in Verbindung mit demselben. Anlage der Hypophyse eben kenntlich.

Hartnack, Obj. 1. Oberhäuser'scher Zeichenapparat.

Fig. 39. Medianer Sagittalschnitt durch einen ein wenig weiter entwickelten Kaninchenembryo. Die Chorda auch hier in der Nähe der Rachenhaut vom Entoderm gelöst, weiter caudal noch mit dem Entoderm in Verbindung; deutliche ectodermale Hypophysentasche. Die Rachenhaut im Durchreissen.

Die gleiche Vergrösserung.

Fig. 40 a etwa wie 39, doch die Rachenhaut noch nicht durchgerissen.

Fig. 40 b. Das vordere Chordaende, Hypophyse, Rachenhaut und mittlerer Schädelbalken. Stärker vergrössert. Hartnack 4. Oberhäuser'scher Zeichenapparat. Die Rachenhaut cranialwärts noch zweischichtig, weiter caudalwärts Ectoderm und Entoderm bereits verschmolzen. Während Fig. 40 a der Uniformität wegen entworfen wurde, indem das Praeparat auf die Deckglasseite aufgelegt wurde, liess sich das hier bei der stärkeren Vergrösserung nicht gut machen. Daher erscheint die Figur nicht congruent, sondern symmetrisch.

Fig. 41 a. Aus den drei medianen Sagittalschnitten durch einen Kaninchenembryo construirt. Vergr. 20 mal mit dem His'schen Embryographen. Die Chorda eben noch in Verbindung mit dem Entoderm.

Fig. 41 b. Ein Theil von Fig. 41 a, stärker vergrössert (Seibert, Obj. II, Oc. I).

Fig. 41 c—d. Das vordere Ende der Chorda und das Entoderm auf zwei von den Schnitten, aus denen Figg. 41 a und b construirt sind, sehr stark vergrössert.

Seibert, Obj. 5, Oc. I. Eingeschobener Tubus.

Fig. 42 a. Medianer Sagittalschnitt durch einen Meerschweinchenembryo, 20 mal vergrössert, zeigt einen Chordaknopf und die erste Anlage des Infundibulum.

Das Hypophysentäschchen zeigt den Ansatz zu einer Nebentasche, welche vielleicht der Seessel'schen Tasche homolog ist.

Fig. 42 b. Ein Theil der Fig. 42 a stärker vergrössert.

Hartnack, Obj. III. Oberhäuser'scher Zeichenapparat.

Figg. 43—45. Sagittalschnitte durch einen Meerschweinchenembryo von 16 Tagen 1 Stunde, von dem auch Figg. 30—32 stammen, zeigen die Bildung der primären Augenblasen, und zwar ist der Schnitt Fig. 43 lateral gelegen, Fig. 44 drei Schnitte weiter median, Fig. 45 wiederum einige Schnitte weiter median.

His'scher Embryograph, 50 mal vergrössert.

Fig. 46. Schnitt durch eine Kaninchenkeimblase vom fünften Tage, zeigt die Rauber'sche Deckschicht, Ectoblast und Entoblast. Die dunkler gehaltenen Entoblastzellen treten bei *B. P.* an die Oberfläche der Keimblase. *B. P.* vielleicht die Stelle des Blastoporus.

Fig. 46 a. Der Theil der Keimblase um *B. P.* stärker vergrössert.

Fig. 47 a. Der entsprechende Theil aus dem angrenzenden Schnitt.

Seibert V, Obj. I. Eingeschobener Tubus.


Digitized by Google

Taf. XXV.

(Figg. 48—62.)

Die auf dieser Tafel befindlichen Schemata waren ursprünglich bestimmt, in den Text gedruckt zu werden. Nachträglich wurden sie aus practischen Gründen hier vereinigt.

Figg. 48—51 sollen die Rabl'sche Gastrulationstheorie verdeutlichen (vgl. S. 332. 333. 334 und 337).

Figg. 52—57 sind Schemata zur Verdeutlichung von v. Beneden's Gastrulationstheorie (vgl. S. 334—338).

Figg. 58—59 sind Schemata der Keimblätterumkehr beim Meerschweinchen (vgl. S. 342 und 343).

Figg. 60—62 veranschaulichen einen Ableitungsversuch des Amphibiendarmes aus dem Amphioxusdarm (vgl. S. 359).

Digitized by Google

Verzeichniss der benützten Litteratur.

Albrecht, P., 1. Sur les spondylocentres épipituaires du crâne, la Non-existence de la poche de Rathke et la présence de la corde dorsale et de spondylocentres dans le cartilage de la cloison du nez des vertébrés. *Communicat. faite à la société de l'Anatomie pathologique de Bruxelles dans la séance du 9. mars 1884.*

2. Ueber die Chorda dorsalis und sieben knöcherne Wirbelcentren im knorpeligen Nasenseptum eines erwachsenen Rindes. *Biologisches Centralblatt.* 1885/86. Bd. V. Nr. 5. S. 144—159. (Antwort auf die Aufforderung des Herrn Geheimrath Prof. Dr. von Kölliker in der Nummer dieses Blattes vom 1. März 1885.)

3. *Vergleichend-anatomische Untersuchungen.* Hamburg 1886.

4. *Noch einmal die Chorda dorsalis im praechordalen Schädel.* Hamburg 1887.

Balfour.[1] 1. A preliminary account of the development of elasmobranch fishes. *Quart. Journ. of Microsc. Sc.* 1874. Vol. XIV.

2. A comparison of the early stages in the development of vertebrates. *Ebenda.* 1875. Vol. XV.

3. A monograph on the development of elasmobranch fishes. 1878. Auch *Journal of Anatomy and Physiology.* 1876, 1877—1878.

4. On the early development of lacertilia. *Quart. Journal of Microsc. Science.* 1879. Vol. XIX.

5. *Handbuch der vergleichenden Anatomie.* Deutsch von Vetter. 2 Bde. Jena 1880.

Balfour, F. M., and Deighton, F., A renewed study of the germinal layers of the chick. *Studies from the Morphol. Laborat. in the University Cambridge* und *Quart. Journal of Microsc. Science.* 1882.

van Bambeke, Ch., Formation des feuillets embryonnaires et de la notochorde chez les urodèles. *Bull. de l'académie royale de Belgique.* 1880. 2. série. t. L. Nr. 8.

Beard, J., The old mouth and the new. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 15.

Beneden, v. E., 1. Recherches sur l'embryologie des mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. *Arch. de Biologie.* 1880. t. I.

2. Erste Entwickelungsstadien von Säugethieren. *Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Berlin 1886.*

3. In der Discussion zu Rabl's Vortrag: „Ueber die Differenzirung des Mesoderms". *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 675.

[1] Die Werke Balfour's sind gesammelt und als „Memorial Edition", London 1885, herausgegeben.

Digitized by Google

Beneden, E. v. et Julin Ch., Recherches sur la formation des annexes foetales chez les mammifères (lapin et cheiroptères). *Arch. de Biologie.* 1884. t. V.

Bonnet, R., 1. Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. *Dies Archiv.* 1884.

2. Ueber angebliche Chordareste in der Nasenscheidewand des Rindes. *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München.* 1885. S. 171 u. 172.

3. Ueber die Entwickelung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bedeutung der Primitivrinne und des Primitivstreifs bei den Embryonen der Säugethiere. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 105.

4. Ueber den Primitivstreifen und die Chorda bei Wiederkäuern. *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München.* 1888. S. 106 u. 107.

Nachdem die Arbeit im Druck war, erschien:

5. Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer etc. *Dies Archiv.* 1889.

Braun, M., Die Entwickelung des Wellenpapagei's (Melopsittacus undulatus). *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut zu Würzburg.* 1882. Bd. V.

Carius, F., Ueber die Entwicklung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen. *Dissertation.* Marburg 1888.

Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel.*

Dursy, E., *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere.* 1869.

Duval, M., 1. Etudes sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. *Annales des sciences naturelles.* 1880. t. VII.

2. De la formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau. *Annales des sciences naturelles. Zoologie.* 1884. t. XVIII.

Fleischmann, A., 1. Zur Entwickelungsgeschichte der Raubthiere. *Biologisches Centralblatt.* 1887. Bd. VII.

2. Mittelblatt und Amnion der Katze. *Habilitationsschrift.* Erlangen 1887.

Erst nach Abschluss der Arbeit erhielt ich:

3. Embryologische Untersuchungen. Heft I. *Untersuchungen über einheimische Raubthiere.* Wiesbaden 1889. Mit 5 Tafeln.

Froriep, A., 1. Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. *Dies Archiv.* 1882.

2. Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion:

I. Beobachtungen an Hühnerembryonen. *Dies Archiv.* 1883.

II. Beobachtungen an Säugethierembryonen. *Ebenda.* 1886.

3. Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfsceletes. *Anatom. Anzeiger.* 1887. S. 815.

Gasser, Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen. *Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften in Marburg.* 1878. Bd. XI. Suppl.

Gegenbaur, C., 1. Ueber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. *Festschrift* für A. v. Kölliker. Leipzig 1887.


Digitized by Google

2. Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfscelets im Lichte der neueren Untersuchungen betrachtet und geprüft. *Morphologisches Jahrbuch.* 1888. Bd. XIII. Hft. 1. S. 1—144.

Gerlach, Leo, Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis. *Biolog. Centralblatt.* 1881. 1. Jahrg.

Goette, *Die Entwickelungsgeschichte der Unke.* Leipzig 1875.

Heape, W., On the germinal layers and early development of the mole. *Proceed. of the Royal Soc. of London.* 1882. vol. XXXIII.

2. The development of the mole (Talpa europaea). *Quart. Journ. of Microsc. Sciences.* 1883.

3. The development of the mole. *Ebenda.* 1886.

Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. *Dies Archiv.* 1876.

Hertwig, O., 1. *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere.* Jena 1883.

2. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte.* Jena 1886. 1. Aufl.

Hertwig, O., und Hertwig, R., *Die Coelomtheorie.* Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.

His, W., *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes.* Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.

2. *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung.* Leipzig 1874.

3. Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Eine kritische Studie. *Dies Archiv.* 1887. S. 379—453.

4. Die Geschichte des Gehirns, sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen. *Abhandlungen der math.-phys. Classe der Königl. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften.* Leipzig 1888. Bd. XIV. Nr. 7.

Hoffmann, C. K., 1. Ueber die Entwickelungsgeschichte der Chorda dorsalis. *Festschrift* für Henle. 1882.

2. Die Bildung des Mesoderms, die Anlage der Chorda dorsalis und die Entwickelung des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. *Verhandlungen der Kgl. Academie der Wissenschaften.* Amsterdam 1883.

3. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Taf. XIII und XIV. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1884. Bd. XI. S. 214.

Hubrecht, A. A. W., 1. Keimblätterbildung und Placentation des Igels. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 510.

2. Die erste Anlage des Hypoblastes bei den Säugethieren. *Ebenda.* 1888. S. 906.

Kölliker, A. von, Embryologische Mittheilungen. *Festschrift der naturforschenden Gesellschaft.* Halle 1879.

2. *Entwickelungsgeschichte der Menschen und der höheren Thiere.* Leipzig 1879. 2. Aufl.

3. Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens. *Festschrift für Würzburg.* Leipzig 1882.

Digitized by Google

4. Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. *Sitzungsberichte der Würzburger phys.-medic. Gesellschaft.* 1883.

5. Die embryonalen Keimblätter und Gewebe. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1884. Bd. XL.

6. *Grundriss der Entwickelungsgeschichte.* Leipzig 1884. 2. Aufl.

7. Eine Antwort an Herrn Albrecht in Sachen der Entstehung der Hypophysis und des spheno-ethmoidalen Theiles des Schädels. *Biologisches Centralblatt.* 1885. Bd. V. Nr. 1.

8. Herr Paul Albrecht zum letzten Male. *Sitzungsberichte der phys.-med. Gesellschaft.* Würzburg 1885.

9. Nachwort zu der Entgegnung des Herrn Albrecht auf meinen Artikel: „Herr Albrecht zum letzten Male". *Sitzungsberichte der Würzburger phys.-med. Gesellschaft.* 1886.

Koller, C., 1. Beiträge zur Kenntniss des Hühnerkeimes im Beginn der Bebrütung. *Wiener akademische Sitzungsberichte.* 1879. Bd. LXXX. III. Abth.

2. Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1881. Bd. XX. S. 174.

Kraushaar, R., Die Entwickelung der Hypophysis und Epiphysis bei Nagethieren. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* Bd. XLI.

Kupffer, C., 1. Das Ei von Arvicula arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben. *Sitzungsberichte der königl. bayrischen Akademie der Wissenschaften.* 1882. V. S. 621.

2. Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. *Dies Archiv.* 1882 u. 1884.

3. Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München.* 1887.

Kowalevsky, 1. Zur Entwickelung des Amphioxus (neuere Studien). *Schriften der Naturforschergesellschaft zu Kiew.* 1870. Bd. I. S. 327.

2. Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1877. Bd. XIII.

Lieberkühn, 1. Ueber die Keimblätter der Säugethiere. *Gratulationsschrift* an Nasse, 1879.

2. *Marburger Sitzungsberichte.* April 1882.

3. *Ebenda.* Juli 1882.

4. Ueber die Chorda bei Säugethieren. *Dies Archiv.* 1882 u. 1884.

Loewe, L., *Beiträge zur Anatomie und Entwickelung des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen.* Berlin 1880.

Mihalkovics, v., 1. Entwickelung des Gehirnanhangs. *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften.* 1874. Nr. 20.

2. Wirbelsaite und Hirnanhang. *Archiv für mikroskopische Anatomie.* 1875. Bd. XI.

3. *Entwickelungsgeschichte des Gehirns.* Leipzig 1877.

Müller, W., Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena. *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft.* 1871. VI. (Entwickelung der Hypophysis und der Schilddrüse.)


Digitized by Google

Owen, R., On the homology of the conario-hypophysical tract etc. *Proceedings of the Linnean Society.* vol. XVI. Nr. 90.

Paulisch, O., Das vordere Ende der Chorda dorsalis und der Frank'sche Nasenkamm. *Dies Archiv.* 1887.

Rabl, Ueber die Bildung des Mesoderms. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 654 bis 661.

Rabl-Rückhard, H., 1. Das gegenseitige Verhältniss der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen u. s. w. *Morphologische Jahrbücher.* 1880. Bd. VI.

2. Zur Albrecht-Kölliker'schen Streitfrage über die vordere Endigung der Chorda dorsalis. *Anatomischer Anzeiger.* 1886. 1. Jahrg. S. 200—203.

Rauber, A., 1. Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens. *Morphologische Jahrbücher.* 1876. Bd. II.

2. *Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwickelungsplan.* Leipzig 1876.

3. *Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere.* Leipzig 1877.

4. Die Lage der Keimpforte. *Zoologischer Anzeiger.* 1879. S. 499—503.

5. Noch ein Blastoporus. *Zoologischer Anzeiger.* 1883.

Reichert, *Der Bau des menschlichen Gehirns.* Leipzig 1861.

Romiti, De l'extrémité antérieure de la chorde dorsale et de son rapport avec la poche hypophysaire ou de Rathke chez l'embryon du poulet. *Archives italiennes de biologie.* t. VII.

Rosenberg, E., *Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsäule einiger Selachier.* Dorpat 1884.

Roux, W., 1. Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. *Anatomischer Anzeiger.* 1888. S. 697.

2. Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Virchow's *Archiv.* 1888. Bd. CXIV.

Scott, W. B., und Osborn, H. F., 1. On the early development of the common newt. *Quarterly Journal of microsc. Sciences.* 1879. p. 449—475.

2. On some points in the early development of the common newt. *Studies from the morphol. Laboratory in the University Cambridge.* 1880.

Schultze, O., 1. *Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches.* Gratulationsschrift für von Kölliker. Leipzig 1887.

2. Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1888. S. 325—352.

Seessel, Zur Entwickelungsgeschichte des Vorderdarmes. *Dies Archiv.* 1877.

Selenka, 1. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Thiere.* Wiesbaden.

Erst, nachdem die Arbeit im Druck, fand ich:

2. Die Gaumentasche der Wirbelthiere. *Biologisches Centralblatt.* 1887/88. Bd. VII. S. 679.

Stöhr, 1. Zur Entwickelungsgeschichte des Urodelenschädels. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.* 1879. Bd. XXXIII.

2. Zur Entwickelungsgeschichte des Anurenschädels. *Ebenda.* 1881. Bd. XXXVI.

Digitized by Google

3. Ueber Wirbeltheorie des Schädels. *Sitzungsberichte der phys.-medic. Gesellschaft zu Würzburg.* 1881.

4. Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfscelets der Teleostier. *Würzburger Festschrift.* 1882.

Strahl, Zur Bildung der Cloake des Kaninchenembryo. *Dies Archiv.* 1886.

Strahl und Carius, 1. Untersuchungen über den Kopffortsatz des Kaninchens. *Marburger Sitzungsberichte.* 1887.

2. Demonstration von Durchschnitten von Säugethierembryonen. *Anatomischer Anzeiger.* Würzburg 1888. S. 740—743.

Waldeyer, Die neueren Forschungen im Gebiete der Keimblattlehre. Vortrag, gehalten in der Berliner medicinischen Gesellschaft. *Berliner Klinische Wochenschrift.* 1885. Nr. 17 u. 18. S. 257—263 u. 280—288.

Digitized by Google

Beiträge zur topographischen Anatomie des Kehlkopfes.

Von

K. Taguchi,
Professor der Anatomie an der kaiserlichen Universität zu Tokio.

(Aus dem I. anatomischen Institute zu Berlin.)

Bei der Schilderung der Lage des Kehlkopfes hat man bis jetzt sehr selten die Frage aufgeworfen, ob die Beziehungen desselben zur Halswirbelsäule bei beiden Geschlechtern gleich seien, oder ob sie so verschieden gefunden werden, wie seine Grösse bei den erwachsenen Menschen.

H. Luschka,[1] C. E. E. Hoffmann[2] und andere Autoren haben den Kehlkopf meistens als gegenüber dem Körper des vierten und fünften Halswirbels liegend angemerkt, und zwar giebt Luschka folgende Beschreibung: „Der Kehlkopf hat seine Lage in der Mittellinie des Halses und entspricht bei gewöhnlich aufrechter Haltung des Kopfes, insoweit sich sein Umfang äusserlich bestimmen lässt, dem Körper des vierten und fünften Nackenwirbels."

Dagegen fand J. Symington[3] unter fünf embryonalen und zehn kindlichen Leichenuntersuchungen, dass der Kehlkopf beim Kinde höher als beim Erwachsenen liegt, und er sagt: „We may fairly take the usual position of the larynx in relation to the vertebral column to be, in the new-born child, from the lower border of the atlas to the middle of the fourth cervical vertebra, in the adult, from the middle of the third cervical to the lower border of the sixth cervical."

Drobnik[4] fand bei zahlreichen Untersuchungen über diesen Punkt,

[1] *Die Anatomie des menschlichen Halses.* Tübingen 1862. S. 237.

[2] *Lehrbuch der Anatomie des Menschen.* Erlangen 1877. Bd. I. S. 724.

[3] The relation of the larynx and trachea to the vertebral column in the foetus and child. *The Journal of anatomy and physiology.* vol. XIX. S. 287.

[4] *Dies Archiv.* 1887. S. 357.

Digitized by Google

dass das untere Ende des Kehlkopfes meistens in der Höhe des Körpers des sechsten Halswirbels steht.

Nur W. Krause[1] erwähnt in seinem *Handbuch*:[1] „Beim männlichen Geschlecht liegt der Kehlkopf etwas tiefer abwärts am Halse als beim weiblichen.“

Obwohl dieser Satz W. Krause's ergiebt, dass die Lage des Kehlkopfes zur Halswirbelsäule bei beiden Geschlechtern nicht gleich sei, so ist damit noch nicht festgestellt, gegenüber welchem Halswirbel der Kehlkopf gelegen sei, oder gegenüber welchem Zwischenwirbelbande, da dieser Autor Näheres über dieses Verhältniss nicht ausgesagt hat.

Ich habe die Lage des Kehlkopfes zur Halswirbelsäule ebenfalls bei beiden Geschlechtern verschieden gefunden und möchte im Folgenden nähere Angaben darüber beibringen. Den HHrn. Prof. Dr. Waldeyer und Custos Dr. Brösike sage ich für ihre freundliche Theilnahme bei diesen Untersuchungen, welche im Wintersemester 1887/88 im Berliner anatomischen Institute angestellt wurden, meinen besten Dank!

Zunächst scheint es mir nicht unerheblich zu sein, das Verhältniss der Halswirbelsäule zur ganzen Länge der Wirbelsäule einerseits, andererseits die Höhe des Kehlkopfes zu bestimmen.

Es soll dann auf die Lageverhältnisse des Kehlkopfes zur Wirbelsäule und auf die Bestimmung der Lage der Stimmbänder (von aussen her) genauer eingegangen werden.

1. Das Verhältniss der Halswirbelsäule zur ganzen Länge der Wirbelsäule.

Die Länge der Halswirbelsäule verhält sich zu der Gesammtlänge der Wirbelsäule nicht nur bei beiden Geschlechtern verschieden, sondern auch bei verschiedenen Personen.

Obwohl J. F. Malgaigne,[2] J. E. Pétrequin,[3] C. E. E. Hoffmann,[4] P. Tillaux,[5] Quain,[6] Gray[7] und andere Autoren die Länge der Wirbelsäule und der Halswirbelsäule des erwachsenen Menschen im Allgemeinen bei beiden Geschlechtern als gleich betrachten und ihre Zahlen ohne Rück-

[1] *Specielle und makroscopische Anatomie.* Hannover 1879. S. 411.

[2] *Traité d'anatomie chirurgicale.* Paris 1838. Tome II. S. 8.

[3] *Lehrbuch der medicinisch-chirurgischen und topographischen Anatomie.* Erlangen 1845. S. 22.

[4] A. a. O. Bd. I. S. 108.

[5] *Traité d'anatomie topographique.* Paris 1887. Ed. 5. S. 366.

[6] *Elements of Anatomy.* 1882. 9. Ed. Vol. I. S. 18.

[7] *Anatomy descriptive and surgical.* London 1887. 11. Ed. S. 124.

Digitized by Google

sicht auf das Geschlecht gegeben haben, so habe ich die Länge bei beiden Geschlechtern doch verschieden gefunden, wie dies auch bereits von Michel Ravenel, W. Krause und Friedrich Arnold constatirt worden ist.

Nach der Angabe von Michel Ravenel[1] beträgt die Länge der Wirbelsäule, von der oberen Randebene des Atlasbogens bis zur oberen Randebene des ersten Kreuzbeinwirbels längs den Biegungen der Wirbelsäule gemessen, bei Männern auf der Vorderseite durchschnittlich 59·5 cm, auf der Rückseite 57·4 cm; bei Weibern auf der Vorderseite 55·8 cm, auf der Rückseite 50·6 cm.

Auch die Länge des Halstheiles der Wirbelsäule, längs den Biegungen gemessen, beträgt bei Männern auf der Vorderseite durchschnittlich 13·3 cm, auf der Rückseite 12·8 cm; bei Weibern auf der Vorderseite 12·0 cm, auf der Rückseite 11·5 cm. Ravenel hat auf beiden Seiten ungefähr ein Fünftel der Wirbelsäule als dem Halse angehörend aufgefasst.

Nach der Auffassung W. Krause's[2] beträgt die Länge der Wirbelsäule in senkrechter Richtung, ohne Rücksicht auf die Krümmungen gemessen, bei Männern durchschnittlich 69 bis 70 cm, bei Weibern 66 bis 69 cm; längs den Biegungen gemessen, beträgt die Länge des Halstheiles der Wirbelsäule 11 bis 12 cm.

Nach der Auffassung von Friedrich Arnold[3] beträgt die Länge der Wirbelsäule, ohne Rücksicht auf die Krümmungen, beim Manne durchschnittlich 25½" bis 26", beim Weibe 24½"; der Halstheil (der Wirbelsäule) steht bei beiden Geschlechtern ziemlich im gleichen Verhältnisse.

Ich fand die Länge der Wirbelsäule grösser als die beiden genannten Autoren und die Länge der Halswirbelsäule entgegen der Auffassung von Friedrich Arnold bei beiden Geschlechtern verschieden.

Nach meinen Untersuchungen, welche ich an 35 männlichen und 33 weiblichen Leichen ausgeführt habe, beträgt nämlich die ganze Länge der Wirbelsäule des erwachsenen Menschen, von der Spitze des Zahnfortsatzes des Epistropheus bis zur Spitze des Steissbeines in senkrechter Richtung, ohne Rücksicht auf die Krümmungen gemessen, bei dem männlichen Geschlechte 65,5 bis 84 cm, durchschnittlich 73,6 cm; bei dem weiblichen 62 bis 81 cm, durchschnittlich 69,2 cm.

Die Länge der Halswirbelsäule, von der Spitze des Zahnfortsatzes des Epistropheus bis zur Mitte des Zwischenwirbelbandes, welches zwischen dem

---

[1] Die Maassverhältnisse der Wirbelsäule und des Rückenmarkes beim Menschen. *Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte.* Leipzig 1877. Bd. II. S. 334.

[2] A. a. O. S. 80.

[3] *Handbuch der Anatomie des Menschen.* Freiburg 1844. Bd. I. S. 358.

Digitized by Google

siebenten Halswirbelkörper und dem ersten Brustwirbelkörper eingelagert ist, senkrecht ohne Rücksicht auf die Krümmungen gemessen, beträgt bei dem männlichen Geschlecht 11 bis 15 cm, durchschnittlich 12,7 cm; bei dem weiblichen 10,5 bis 14 cm, durchschnittlich 11,7 cm.

Nach dem oben Mitgetheilten ergiebt sich, dass die Wirbelsäule beim Manne durchschnittlich um 4 cm länger, die Halswirbelsäule durchschnittlich 1 cm länger als bei dem Weibe ist. Wenn man jedoch die Länge der Halswirbelsäule mit der ganzen Länge der Wirbelsäule vergleicht, so steht die Halswirbelsäule zur Wirbelsäule bei beiden Geschlechtern in demselben Verhältniss und zwar bildet die Halswirbelsäule bei beiden Geschlechtern durchschnittlich ein Sechstel der ganzen Länge der Wirbelsäule.

Bei 14 Männern und 2 Weibern war die Wirbelsäule 75 bis 85 cm lang, die Halswirbelsäule 13 bis 15 cm; bei 12 Männern und 21 Weibern betrug die Länge der Wirbelsäule 65 bis 75 cm, die der Halswirbelsäule bei den Männern 12 bis 12,8 cm, bei den Weibern dagegen 11 bis 12 cm. In den übrigen Fällen habe ich die Länge verschieden getroffen.

Obwohl J. E. Pétrequin[1], Gustav Ross[2] und einige andere Autoren die Länge des Halses nicht als den übrigen Körperdimensionen proportional, sondern als vielen individuellen Abweichungen unterliegend angemerkt und einen kurzen Hals als characteristisches Zeichen des sogenannten apoplektischen Habitus, einen langen als eines Habitus phthisicus betrachtet haben, so ergiebt sich aus dem oben Mitgetheilten, dass der sogenannte lange und kurze Hals nicht die Folge der Länge der Halswirbelsäule, sondern in den meisten Fällen hauptsächlich die Folge der Stellung der oberen Rippen, des Brustbeines und der Schultern etc. ist, wie dies schon H. Luschka[3], Hyrtl[4] und einige andere Autoren constatirt haben. Ich habe gesehen, dass die Länge der Halswirbelsäule in den meisten der von mir untersuchten Leichen proportional zur Länge des übrigen Theils der Wirbelsäule ist, mit Ausnahme einiger Fälle.

2. Die Höhe des Kehlkopfes.

Die Grösse des Kehlkopfes wechselt nicht nur bei dem erwachsenen Menschen bedeutend nach dem Geschlechte, sondern auch nach den Individuen.

Deshalb sind die meisten Autoren bezüglich der Höhe des Kehlkopfes noch nicht völlig in Uebereinstimmung.

---

[1] A. a. O. S. 122.
[2] *Handbuch der chirurgischen Anatomie.* Leipzig 1848. Abth. II. S. 344.
[3] *Die Anatomie des menschlichen Halses.* Tübingen 1862. S. 3.
[4] *Handbuch der topographischen Anatomie.* Wien 1860. Bd. I. S. 399.

Digitized by Google

Ich habe die Höhe des Kehlkopfes entgegen Friedrich Arnold, W. Krause und einigen anderen Autoren bei beiden Geschlechtern durchschnittlich beinahe ebenso gross, wie dies auch bereits von Luschka constatirt worden ist, gefunden.

Nach der Angabe von Friedrich Arnold[1] hätte der Kehlkopf im Allgemeinen eine Höhe von 14'''—18'''; nach W. Krause[2] würde dem Kehlkopf beim männlichen Geschlechte meistens die Höhe von 4 cm, beim weiblichen Geschlechte ungefähr die Höhe von drei Viertel von der des männlichen Kehlkopfes zukommen; nach Luschka[3] besass der Kehlkopf eines 30 Jahre alten, schön gebauten kräftigen Mannes die Höhe von 4·5 cm; der Kehlkopf einer gracilen 22jährigen Sängerin die Höhe von 3 cm, durchschnittlich beim Manne 4·9 cm — beim Weibe 3·7 cm.

Nach meinen Messungen an 35 männlichen und 33 weiblichen Leichen, die ich nach der Methode von Luschka vorgenommen habe, indem ich von der höchsten Stelle des Schildknorpels bis zum unteren Rande des Ringknorpels in der Mittellinie des Halses den senkrechten Abstand nahm, ohne die Epiglottis und das in seiner Länge sehr veränderliche Cornu superius des Schildknorpels zu berücksichtigen, beträgt die Höhe des Kehlkopfes beim Manne im Maximum 5·5 cm, im Minimum 4·0 cm, durchschnittlich 4·8 cm; beim Weibe im Maximum 5·0 cm, im Minimum 3·5 cm, durchschnittlich 3·8 cm und zwar habe ich bei dem männlichen Geschlecht eine Höhe von 5·0 bis 5·5 cm nicht häufiger als 16 mal; bei dem weiblichen Geschlechte eine Höhe von 4 bis 5 cm nicht häufiger als 9 mal unter sämmtlichen von mir untersuchten Leichen beobachtet.

In den übrigen Fällen betrug die Höhe des Kehlkopfes bei dem männlichen Geschlechte 4·0 bis 4·9 cm; bei dem weiblichen Geschlechte 3·5 bis 3·9 cm.

Sonach ist die Höhe des Kehlkopfes in den meisten Fällen nicht zur Länge der Wirbelsäule und der Halswirbelsäule, sowie zur Länge des Halses proportional, sondern unterliegt vielen individuellen Abweichungen.

3. Lage des Kehlkopfes zur Halswirbelsäule.

Die Untersuchung der Lage des Kehlkopfes zur Halswirbelsäule habe ich immer nach einer bestimmten Methode beim Zergliedern der injicirten, für den Secirsaal bestimmten Leichen ausgeführt.

Die Leiche lege ich auf den Praeparirtisch mit der Bauchseite nach oben hin und bringe den ganzen Körper, namentlich den Kopf, möglichst

[1] A. a. O. Bd. II. S. 140.

[2] A. a. O. S. 411.

[3] A. a. O. und *Der Kehlkopf des Menschen.* Tübingen 1871. S. 35.

Digitized by Google

genau in die gewöhnliche Lage, dann schlage ich drei ziemlich dicke, rundliche, feste Nadeln in der Mittellinie des Halses möglichst senkrecht zur Wirbelsäule in den Kehlkopf ein, eine in die tiefste Stelle der Incisura cart. thyreoideae s. superior, eine andere in die tiefste Stelle des unteren Randes des Schildknorpels, eine dritte in die tiefste Stelle des unteren Randes des Ringknorpelbogens. Die Nadeln bleiben, während die Leiche secirt wird, liegen; nach dem Seciren wird festgestellt, in welche Wirbel (bez. Bandscheiben) die drei Nadeln eingedrungen sind.

Unter den von mir untersuchten 35 männlichen Leichen trifft die erste Nadel die Bandscheibe zwischen dem dritten und vierten Halswirbelkörper 2 mal; den vierten Halswirbelkörper nur 1 mal; die Bandscheibe zwischen dem vierten und fünften Halswirbelkörper 3 mal; den fünften Halswirbelkörper 21 mal; die Bandscheibe zwischen dem fünften und sechsten Halswirbelkörper 6 mal; den sechsten Halswirbelkörper nur 2 mal. Die zweite Nadel trifft den vierten Halswirbelkörper 1 mal; den fünften Halswirbelkörper 2 mal; die Bandscheibe zwischen dem fünften und sechsten Halswirbelkörper 1 mal; den sechsten Halswirbelkörper 14 mal; die Bandscheibe zwischen dem sechsten und siebenten Halswirbelkörper 12 mal; den siebenten Halswirbelkörper 5 mal. Die dritte Nadel trifft den fünften Halswirbelkörper 1 mal; den sechsten Halswirbelkörper 3 mal; die Bandscheibe zwischen dem sechsten und siebenten Halswirbelkörper 2 mal; den siebenten Halswirbelkörper 16 mal; die Bandscheibe zwischen dem siebenten Halswirbelkörper und ersten Brustwirbelkörper 7 mal; den ersten Brustwirbelkörper 6 mal.

Unter den von mir untersuchten 33 weiblichen Leichen trifft die erste Nadel den vierten Halswirbelkörper nur 1 mal; das Zwischenband zwischen dem vierten und fünften Halswirbelkörper 9 mal; den fünften Halswirbelkörper 18 mal; das Zwischenband zwischen dem fünften und sechsten Halswirbelkörper 3 mal; den sechsten Halswirbelkörper 2 mal. Die zweite Nadel trifft den fünften Halswirbelkörper 2 mal; das Zwischenband zwischen dem fünften und sechsten Halswirbelkörper 6 mal; den sechsten Halswirbelkörper 20 mal; das Zwischenband zwischen dem sechsten und siebenten Halswirbelkörper 2 mal; den siebenten Halswirbelkörper 3 mal. Die dritte Nadel trifft den sechsten Halswirbelkörper 5 mal; das Zwischenband zwischen dem sechsten und siebenten Halswirbelkörper 7 mal; den siebenten Halswirbelkörper 18 mal; den ersten Brustwirbelkörper nur 3 mal und das Zwischenband zwischen diesen Wirbeln niemals.

Nach dem oben Mitgetheilten ergiebt sich, dass die tiefste Stelle der Incisura cart. thyreoideae beim Manne in den meisten Fällen dem Körper des fünften Halswirbels und dem vierten Zwischenbande entspricht; die tiefste Stelle des unteren Randes des Schildknorpels entspricht dem Körper

Digitized by Google

des sechsten Halswirbels und dem fünften Zwischenbande; die tiefste Stelle des Bogens des Ringknorpels dem Körper des siebenten Halswirbels, dem sechsten Zwischenbande und selten dem Körper des ersten Brustwirbels. Die tiefste Stelle der Incisura cart. thyreoideae beim Weibe entspricht in den meisten Fällen dem Körper des fünften Halswirbels und dem dritten Zwischenbande; die tiefste Stelle des unteren Randes des Schildknorpels dem Körper des sechsten Halswirbels und dem vierten Zwischenbande, und die tiefste Stelle des Bogens des Ringknorpels dem Körper des siebenten Halswirbels und dem fünften Zwischenbande, auch selten dem Körper des sechsten Halswirbels. Ferner ergiebt sich, dass der Kehlkopf beim Manne im Allgemeinen tiefer steht als beim Weibe. Beim Weibe trifft die erste Nadel das Band zwischen viertem und fünftem Halswirbel 9 mal, während sie bei den männlichen Leichen dieses Band nicht häufiger als 3 mal berührt, in den übrigen Fällen meistens tiefer fällt. Die zweite Nadel trifft bei den weiblichen Leichen das vierte Zwischenband 6 mal, während sie bei den männlichen dieses Band nicht häufiger als nur 1 mal erreicht. Die dritte Nadel trifft bei den weiblichen Leichen den Körper des sechsten Halswirbels 5 mal und das fünfte Zwischenband 7 mal, während sie bei den männlichen jenen nicht öfter als nur 3 mal, dieses nur 2 mal trifft.

Ich möchte hier noch die Befunde einschalten, welche ich an drei von Prof. Waldeyer angefertigten Gefrierschnitten von 22—38jährigen Personen festgestellt habe: Bei einem 22jährigen Weibe entsprach die tiefste Stelle der Incisura cart. thyreoideae der Mitte der dritten Zwischenbandscheibe, die tiefste Stelle des unteren Schildknorpelrandes dem oberen Rande des vierten Zwischenbandes, die tiefste Stelle des Ringknorpelbogens dem unteren Rande des sechsten Halswirbelkörpers. Bei einem 38jährigen Weibe entfielen dieselben Punkte auf den unteren Rand des Körpers des vierten, des fünften und des sechsten Halswirbels, während bei einem 25jährigen Manne der untere Rand des vierten Zwischenbandes, der untere Rand des fünften und die Mitte des sechsten Zwischenbandes den genannten Kehlkopfsstellen gegenüber lagen.

Ich habe also die Lage des Kehlkopfes zur Halswirbelsäule im Allgemeinen tiefer abwärts, als dies bis jetzt von den meisten Autoren constatirt worden ist, gesehen.

Da der senkrechte Abstand der tiefsten Stelle der Incisura cart. thyreoideae von der höchsten Stelle des oberen Randes der Lanima cart. thyreoideae nach meinen Untersuchungen bei dem männlichen Kehlkopf durchschnittlich 1,2 ^{cm}; bei dem weiblichen durchschnittlich 0,8 ^{cm} beträgt, so glaube ich im Allgemeinen sagen zu können: „Der Kehlkopf liegt beim Manne gewöhnlich vor dem unteren Abschnitt der Halswirbelsäule, und reicht vom oberen Rande des Körpers des fünften Halswirbels bis zum

Digitized by Google

Tabelle 1.

Männer.

Alter	Länge der ganzen Wirbelsäule	Länge der Halswirbelsäule	Höhe des Kehlkopfes	Tiefste Stelle der Incisura cart. thyreoideae	Tiefste Stelle des unteren Randes des Schildknorpels	Tiefste Stelle des unteren Randes des Bogens des Ringknorpels
Jahr	cm	cm	cm			
26	78·7	13·7	4·8	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers
29	76·0	12·8	4·8	Mitte des 2. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers
29	77·0	13·0	4·6	Mitte des 4. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers
29	72·0	12·0	4·0	Mitte des 5. Halswirbelkörpers	desgl.	desgl.
30	80·0	12·0	5·0	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	desgl.
30	82·0	13·8	5·5	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 6. Zwischenwirbelbandes
30	73·8	12·8	4·8	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 7. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 1. Brustwirbelkörpers
30	79·0	14·0	5·0	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 6. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers
31	76·0	13·0	5·0	desgl.	desgl.	desgl.
34	74·0	11·0	4·5	desgl.	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers
35	74·0	12·0	5·0	desgl.	desgl.	Mitte des 6. Zwischenwirbelbandes
36	76·0	13·0	4·0	desgl.	Mitte des 6. Halswirbelkörpers	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes
40	75·0	13·0	5·0	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes	Mitte des 7. Halswirbelkörpers
41	81·5	12·5	4·5	desgl.	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	desgl.
42	77·6	12·0	5·0	desgl.	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers	Mitte des 1. Brustwirbelkörpers
43	71·0	12·0	4·7	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 6. Zwischenwirbelbandes
44	69·5	12·5	5·0	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers

Digitized by Google

Tabelle 1. (Fortsetzung.)

Männer.

Alter	Länge der ganzen Wirbelsäule	Länge der Halswirbelsäule	Höhe des Kehlkopfes	Tiefste Stelle der Incisura cart. thyreoideae	Tiefste Stelle des unteren Randes des Schildknorpels	Tiefste Stelle des unteren Randes des Bogens des Ringknorpels
Jahr	cm	cm	cm			
44	75·5	13·0	4·8	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers
47	80·0	13·0	5·5	Mitte des 4. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 6. Zwischenwirbelbandes
47	68·0	12·0	4·7	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers
48	74·0	12·0	5·0	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 6. Zwischenwirbelbandes
50	67·5	12·5	5·0	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Mitte des 7. Halswirbelkörpers
51	70·5	11·0	4·7	Mitte des 3. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes
53	74·0	12·0	5·5	Mitte des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers
54	75·0	13·0	4·7	Mitte des 2. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 4. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers
57	74·5	13·0	4·9	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Mitte des 6. Zwischenwirbelbandes
57	68·5	12·0	4·5	Mitte des 4. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 1. Brustwirbelkörpers
60	76·8	13·6	5·0	desgl.	desgl.	desgl.
62	68·0	11·8	4·5	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes	Mitte des 6. Zwischenwirbelbandes
63	84·0	15·0	5·5	Mitte des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 6. Halswirbelkörpers	Mitte des 7. Halswirbelkörpers
69	70·0	12·0	5·0	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 1. Brustwirbelkörpers
71	78·0	14·0	4·7	Unterer Rand des 4. Halswirbelkörpers	Mitte des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 6. Halswirbelkörpers
75	68·0	13·0	4·7	Mitte des 3. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers
84	76·5	13·5	5·0	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 1. Brustwirbelkörpers
88	65·5	12·0	4·5	Mitte des 3. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Mitte des 7. Halswirbelkörpers

Digitized by Google

Tabelle 2.

Weiber.

Alter	Länge der ganzen Wirbelsäule	Länge der Halswirbelsäule	Höhe des Kehlkopfes	Tiefste Stelle der Incisura cart. thyreoideae	Tiefste Stelle des unteren Randes des Schildknorpels	Tiefste Stelle des unteren Randes des Bogens des Ringknorpels
Jahr	cm	cm	cm			
21	70·5	11·0	3·5	Oberer Rand des 3. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers
21	73·0	12·5	3·5	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes
26	66·0	12·0	4·0	Mitte des 3. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers
26	70·0	12·0	3·5	Mitte des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Mitte des 7. Halswirbelkörpers
32	68·0	11·5	3·5	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	desgl.
33	68·5	12·5	3·8	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 6. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers
38	68·0	11·5	3·7	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes
39	73·5	11·5	3·6	Oberer Rand des 3. Zwischenwirbelbandes	Mitte des 4. Zwischenwirbelbandes	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes
40	66·5	11·5	3·6	Oberer Rand des 4. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers
47	77·0	12·0	4·0	Mitte des 3. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes
48	73·8	12·8	4·0	desgl.	desgl.	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers
50	81·0	14·0	5·0	Oberer Rand des 3. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes
51	73·5	12·0	3·9	Mitte des 3. Zwischenwirbelbandes	desgl.	Oberer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes
51	71·0	12·0	3·8	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers
52	66·5	11·5	4·0	desgl.	Mitte des 6. Halswirbelkörpers	Mitte des 7. Halswirbelkörpers
59	64·5	11·5	3·5	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	desgl.	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers

Digitized by Google

Tabelle 2. (Fortsetzung.)

Weiber.

Alter	Länge der ganzen Wirbelsäule	Länge der Halswirbelsäule	Höhe des Kehlkopfes	Tiefste Stelle der Incisura cart. thyreoideae	Tiefste Stelle des unteren Randes des Schildknorpels	Tiefste Stelle des unteren Randes des Bogens des Ringknorpels
Jahr	cm	cm	cm			
59	66·5	10·5	3·7	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers
59	77·8	11·5	3·5	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 1. Brustwirbelkörpers
61	70·0	12·0	3·8	Oberer Rand des 3. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers
61	68·0	10·5	4·0	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 1. Brustwirbelkörpers
63	[illegible]6·0	11·7	3·9	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers
64	66·0	10·5	4·0	desgl.	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 1. Brustwirbelkörpers
66	67·5	11·5	3·5	Unterer Rand des 3. Zwischenwirbelbandes	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 5. Zwischenwirbelbandes
69	76·0	13·0	4·0	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers
73	66·0	11·5	3·7	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers
77	65·0	11·5	3·7	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Mitte des 6. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers
79	71·5	12·0	3·8	Mitte des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Mitte des 7. Halswirbelkörpers
80	65·0	13·0	3·6	Oberer Rand des 4. Zwischenwirbelbandes	Mitte des 5. Zwischenwirbelbandes	Unterer Rand des 7. Halswirbelkörpers
81	68·0	10·5	3·7	Mitte des 5. Halswirbelkörpers	desgl.	desgl.
82	62·0	10·5	3·6	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	desgl.
84	66·8	12·8	3·7	Oberer Rand des 5. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 6. Halswirbelkörpers	Oberer Rand des 7. Halswirbelkörpers
85	67·0	11·0	4·0	Mitte des 5. Halswirbelkörpers	Unterer Rand des 6. Halswirbelkörpers	desgl.
86	64·5	11·0	3·5	Unterer Rand des 5. Halswirbelkörpers	desgl.	desgl.

Digitized by Google

unteren Rande des siebenten Wirbelkörpers. Beim Weibe liegt der Kehlkopf meistens etwas höher, und reicht vom oberen Rande der Bandscheibe zwischen dem vierten und fünften Halswirbel bis zum oberen Rande des Körpers des siebenten Halswirbels.“

Die Tabellen (S. 396—399) stellen das Verhältniss der Halswirbelsäule zur ganzen Länge der Wirbelsäule, die Höhe des Kehlkopfes und das Verhältniss der drei schon genannten Stellen des Kehlkopfes zur Halswirbelsäule bei beiden Geschlechtern dar.

4. Die Bestimmung der Anheftungsstelle der Stimmbänder von aussen.

Die Häufigkeit der Erkrankungen des Kehlkopfes macht öfters das Eingreifen des Chirurgen erforderlich, und trotz der Ausbildung, die die Methoden der intralaryngealen Chirurgie erreicht haben, wird immer mehr das Bedürfniss empfunden, das ganze Operationsfeld freilegen zu können, also den Kehlkopfgeschwülsten von aussen her beizukommen. Eine Erleichterung für die Freilegung der erkrankten Partien bildet nun sicherlich die Lagebestimmung der wichtigen Abschnitte des Kehlkopfes von aussen her; dabei müssen die Veränderungen der Lage während des Wachsthums, sowie ihre Verschiedenheiten bei beiden Geschlechtern berücksichtigt werden.

Man hat die für die Praxis so wichtigen Anheftungsstellen der Stimmbänder an der Cart. thyreoidea bis jetzt im Allgemeinen sowohl bei dem männlichen und weiblichen Kehlkopf, als auch bei dem kindlichen Kehlkopf als im gleichen Verhältnisse stehend betrachtet und die Punkte, an welchen sie sich an der Cart. thyreoidea befestigen, ohne Rücksicht auf Verschiedenheiten des Geschlechts und des Alters.

Alf. A. L. M. Velpeau[1] hat im Allgemeinen das vordere Ende der Chordae vocales als zwei Linien von der Incisura cart. thyreoideae nach abwärts liegend, C. L. Merkel[2] die vordere Anheftungsstelle des unteren Stimmbandes als etwa zwei Linien unter der Incisura cart. thyreoideae liegend angemerkt.

Auch V. v. Bruns[3] hat die Anheftungsstelle der oberen Stimmbänder als dicht unter der Incisura cart. thyreoideae an dem unteren Ende des Kehldeckelknorpels liegend, die Anheftungsstelle der unteren Stimmbänder

[1] *Abhandlung der chirurgischen Anatomie.* Weimar 1826. 1. Abth. S. 208.

[2] *Anatomie und Physiologie des menschlichen Stimm- und Sprachorgans.* Leipzig 1857. S. 110.

[3] *Die Laryngoskopie und laryngoskopische Chirurgie.* Tübingen 1865. S. 83 und 85.

Digitized by Google

an der hinteren Fläche des Winkels des Schildknorpels 3 bis 4 mm unter dem oberen Rande des Knorpels liegend betrachtet.

Von diesen drei Autoren ist die Anheftungsstelle der Stimmbänder an der Cart. thyreoidea im Allgemeinen zu hoch angegeben worden.

Dagegen haben F. Führer[1] und J. F. Meckel[2] im Allgemeinen die vordere Anheftungsstelle des oberen und unteren Stimmbandes zu niedrig aufgefasst. Führer hat folgende Beschreibung gegeben: „Die oberen Stimmbänder befinden sich etwa in der Mitte des Schildknorpelraumes, die unteren, für die Stimmbildung wichtigeren, sind längs dem unteren Rande des Schildknorpels vom Winkel der Incisura inferior bis zur inneren unteren Ecke der Cart. arytaenoideae angeheftet."

P. Tillaux[3] hat die Glottis, den Spalt zwischen den beiden unteren Stimmbändern, als der Höhe der Vereinigung des oberen Drittels des Schildknorpels mit den beiden unteren Dritttheilen entsprechend gefunden.

H. Luschka,[4] J. Henle,[5] Quain[6] und einige andere Autoren fanden die Anheftungsstelle der Ligg. vocalia superiora in der Höhe des Ursprungs des Lig. thyreo-epiglotticum aus dem Schildknorpelwinkel, die der Ligg. vocalia inferiora am Halbirungspunkte der Höhe des Winkels der Cart. thyreoidea.

Aus dem oben Gesagten ergiebt sich, dass es noch nicht sicher gestellt ist, an welchem Punkte des Winkels der Cart. thyreoidea die Stimmbänder sich anheften, und ferner, dass man bei der Schilderung der Stimmbänder bis jetzt niemals die Frage aufgeworfen hat, ob die Anheftungsstelle der Stimmbänder sowohl bei beiden Geschlechtern als auch bei verschiedenem Alter gleich oder nach dem Geschlechte und nach dem Alter verschieden sei.

Die Anheftungsstelle der Stimmbänder verhält sich aber sowohl bei dem männlichen und dem weiblichen, als auch bei dem kindlichen Kehlkopf verschieden.

Ich werde zunächst meine Befunde über die Höhe der Cartilago thyreoidea und einige Anomalien desselben mittheilen und dann über die Anheftungsstellen der Stimmbänder Genaueres berichten.

Anomalien des Schildknorpels sind bereits von mehreren Autoren gefunden worden.

---

[1] *Handbuch der chirurgischen Anatomie.* Berlin 1857. Abth. I. S. 393.

[2] *Handbuch der menschlichen Anatomie.* Halle u. Berlin 1820. Bd. IV. S. 387.

[3] A. a. O. S. 413.

[4] *Die Anatomie des menschlichen Halses.* Tübingen 1862. S. 268. — *Der Kehlkopf des Menschen.* Tübingen 1871. S. 101.

[5] *Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen.* Braunschweig 1873. 2. Aufl. S. 254 und 255.

[6] A. a. O. vol. II. S. 527.

Digitized by Google

Eine unsymmetrische Bildung der Cart. thyreoidea, bei der dieselbe aus zwei ungleichen Seitenplatten besteht und eine Seite des Knorpels ein wenig über die andere vorgeschoben ist, und Fälle, bei denen die oberen Hörner auf einer Seite oder auf beiden fehlen, habe ich nicht selten gefunden, wie dies auch schon von H. Luschka,[1] J. Henle,[2] W. Krause[3] und anderen Autoren constatirt ist. Ferner habe ich eine seltene Anomalie unter sämmtlichen von mir untersuchten 132 Fällen, welche ich bei den Untersuchungen der Lage des N. recurrens nervi vagi zur A. thyreoidea inferior und der Anheftungsstelle der Stimmbänder an 64 männlichen, 57 weiblichen und 11 kindlichen (von neugeborenen und einjährigen) Leichen ausgeführt habe, beim weiblichen Kehlkopf einmal getroffen. Die Cart. thyreoidea war hier aus zwei unsymmetrischen (links grösseren, rechts kleineren) Seitenplatten gebildet, welche mit ihren medialen Kanten nicht unter einem spitzen oder stumpfen Winkel zusammenstiessen, wie dies gewöhnlich der Fall ist, sondern mittelst einer dicken, bindegewebigen Haut miteinander verbunden erschienen. Diese Haut entsprach dem Winkel des Schildknorpels.

Das sogenannte Foramen thyreoideum, welches nach W. Krause bis zu 27 bis 30 Procent der Fälle vorkommt, traf ich bei 132 Leichen nur einmal an. Es diente hier der Arteria laryngea superior zum Durchtritte.[4]

Die Grösse der Cart. thyreoidea ist im Allgemeinen der des Kehlkopfes proportional.

---

[1] *Die Anatomie des menschlichen Halses.* Tübingen 1862. S. 251. — *Der Kehlkopf des Menschen.* Tübingen 1871. S. 68.

[2] A. a. O. S. 244.

[3] *Handbuch der menschlichen Anatomie.* Hannover 1880. Bd. III. S. 133.

[4] In diesem Falle wendete die A. laryngea superior sich in Begleitung des inneren Astes des N. laryngeus superior zunächst unter das grosse Horn des Zungenbeins, wie gewöhnlich, und lief dann allein über dem oberen Rande der Cart. thyreoidea dicht neben dem oberen Horn des Knorpels nach unten und vorn hin. Die Arterie theilte sich dicht vor dem Eintritte in das Foramen thyreoideum in drei Aeste von verschiedenem Kaliber, von denen der stärkste durch das Foramen thyreoideum hindurch ging und sich an der inneren Fläche der Lamina cart. thyreoideae wieder in zwei Aeste theilte, von welchen ein Ast nach oben verlief und in den Raum, der von der Membr. hyo-epiglottica, hyo-thyreoidea und vom Kehldeckel begrenzt wird, eindrang, während ein anderer Ast längs der inneren Fläche derselben Seitenplatte in den Sinus pyriformis nach unten herabstieg und sich in der Musculatur und Schleimhaut, wie gewöhnlich, verzweigte; der eine schwächere lief längs der äusseren Fläche derselben Seitenplatte nach oben und vorwärts und verästelte sich in dem M. thyreohyoideus, M. sternohyoideus und in dem vorderen Bauch des M. omo-hyoideus; der andere stieg längs der äusseren Fläche derselben Seitenplatte bogenförmig ab, schickte einen Zweig zu dem M. crico-thyreoideus und anastomosirte dann mit einem Zweige des oberen Astes der A. thyreoidea superior. Leider habe ich den Ursprung der Arterie nicht untersuchen können, weil derselbe schon abgeschnitten war, als ich das Praeparat in meine Hände bekam.

Digitized by Google

Deshalb wechselt die Höhe in der Mittellinie und in der Seitenplatte der Cart. thyreoidea nicht nur nach dem Geschlecht, sondern auch nach dem Lebensalter und den Individuen.

Ich habe die Höhe der Cart. thyreoidea in der Mittellinie, entgegen Alf. A. L. M. Velpeau,[1] P. Tillaux[2] und anderen Autoren, welche die Höhe der Cart. thyreoidea im Allgemeinen bei beiden Geschlechtern als gleich betrachten und ihre Zahlen ohne Rücksicht auf das Sexualverhältniss gegeben haben, bei dem männlichen, weiblichen und kindlichen Kehlkopf verschieden gefunden, wie dies auch schon von Huschke, Segond und Merkel[3] constatirt worden ist.

Nach der Angabe von Alf. A. L. M. Velpeau beträgt die Länge des Schildknorpels fast einen Zoll; nach P. Tillaux die Höhe des Schildknorpels in der Mittellinie im Allgemeinen 2 bis 3 cm.

Nach Huschke beträgt die Höhe der Cart. thyreoidea in der Mittellinie beim Manne 7‴, beim Weibe $5^1/_2$‴; nach Segond beim Manne $8^1/_2$‴, beim Weibe 6‴; nach Merkel beim Manne 6 bis 9‴, beim Weibe $5^1/_4$‴, beim Kinde $3^1/_2$ bis 4‴.

Nach meinen Messungen (ich untersuchte 29 männliche und 29 weibliche Leichen Erwachsener und 11 Kinderleichen des ersten Lebensjahres) beläuft sich die Höhe der Cart. thyreoidea in der Mittellinie, von der tiefsten Stelle der Incisura cart. thyreoideae bis zum unteren Rande des Knorpels in senkrechter Richtung gemessen, beim Manne im Maximum auf 2·2 cm, im Minimum auf 1·3 cm, durchschnittlich 1·9 cm; beim Weibe im Maximum auf 1·8 cm, im Minimum auf 1·2 cm, durchschnittlich auf 1.45 cm; beim Kinde im Maximum auf 1·0 cm, im Minimum auf 0·6 cm, durchschnittlich auf 0.8 cm. Beim männlichen Kehlkopf habe ich eine Höhe von 2·0 bis 2·2 cm 11 mal getroffen, während in den übrigen Fällen die Höhe nur 1.3 bis 1·9 cm betrug. Also macht die Zahl von 2·0 bis 2.2 bei dem männlichen Kehlkopf mehr als ein Drittel der sämmtlichen von mir untersuchten Fälle aus.

Bei dem kindlichen Kehlkopf habe ich eine Höhe von 1·0 cm nur einmal getroffen. In den übrigen Fällen besass der Knorpel nur eine Höhe von 0·6 bis 0·9 cm.

Auch habe ich die Höhe der Seitenplatte der Cart. thyreoidea bei dem männlichen, weiblichen und kindlichen Kehlkopf verschieden gefunden, wie dies auch schon von Huschke, Segond und Merkel[4] constatirt worden ist.

---

[1] A. a. O. S. 208.

[2] A. a. O. S. 413.

[3] *Anatomie und Physiologie des menschlichen Stimm- und Sprachorgans.* Leipzig 1857. S. 170.

[4] A. a. O. S. 170.

Digitized by Google

Nach der Angabe von H. Luschka, beträgt die grösste Höhe der Seitenplatte des Schildknorpels am männlichen Kehlkopf 27 mm. Nach Huschke beim Manne 14‴, beim Weibe 9‴; nach Segond beim Manne 13‴, beim Weibe 10‴; nach Merkel beim Manne 12 bis 14‴, beim Weibe $8^1/_2$‴, beim Kinde 6‴. Huschke giebt die Tiefe der Incisura cart. thyreoideae beim Manne zu 5‴, beim Weibe zu $3^1/_2$‴ an; Segond beim Manne zu 6‴, beim Weibe zu 4‴; Merkel beim Manne zu 6 bis 7‴, beim Weibe zu 3 bis 4‴, beim Kinde $1^3/_4$ bis 2‴, während die Tiefe nach der Angabe von H. Luschka (a. a. O.) einem sehr bedeutenden Wechsel unterworfen ist.

Nach meinen Untersuchungen beträgt der Abstand der tiefsten Stelle der Incisura cart. thyreoideae von der höchsten Stelle des oberen Randes der Lamina cart. thyreoideae bei dem männlichen Kehlkopf durchschnittlich 1·2 cm; bei dem weiblichen durchschnittlich 0·8 cm; bei dem kindlichen 0·3 cm.

Wenn man nun die Zahlen des Abstandes der tiefsten Stelle der Incisura von der höchsten Stelle des oberen Randes der Lamina cart. thyreoideae zu den Zahlen des Abstandes der Incisura von dem unteren Rande des Schildknorpels hinzufügt, so ergiebt sich die Höhe der Lamina cart. thyreoideae. Es beträgt demnach die Höhe der Lamina cart. thyreoideae bei dem männlichen Kehlkopf durchschnittlich 3·1 cm; bei dem weiblichen durchschnittlich 2·25 cm; bei dem kindlichen durchschnittlich 1·1 cm.

Aus dem oben Mitgetheilten ergiebt sich, dass die Höhe der Cart. thyreoidea in der Mittellinie im Allgemeinen bei dem männlichen Kehlkopf durchschnittlich 0·45 cm grösser ist, als bei dem weiblichen; bei dem weiblichen Kehlkopf 0·65 cm grösser als bei dem kindlichen; die Höhe der Seitenplatte des Schildknorpels im Allgemeinen bei dem männlichen Kehlkopf durchschnittlich 0·85 cm grösser als bei dem weiblichen; bei dem weiblichen Kehlkopf durchschnittlich doppelt so gross als bei dem kindlichen und ferner, dass die Höhe der Cart. thyreoidea im Allgemeinen bei dem männlichen Kehlkopf mehr Schwankungen unterliegt als bei dem weiblichen.

Sonach ist die Grösse der Cart. thyreoidea im Allgemeinen der des Kehlkopfes proportional und sie wechselt nicht nur nach dem Geschlecht, sondern auch nach dem Alter und den einzelnen Individuen.

Was die Bestimmung der Lage der Stimmbänder anlangt, so sei vorerst daran erinnert, dass nach H. Luschka[2] dicht vor der Insertion gewöhnlich je ein Netzknorpelknötchen (Sesamknorpel) in der Substanz der Chordae vocales eingeschlossen ist.

---

[1] *Der Kehlkopf des Menschen.* Tübingen 1871. S. 68.

[2] A. a. O. S. 101.

Digitized by Google

Nach meinen Untersuchungen ist dieser Sesamknorpel bei dem männlichen und weiblichen Kehlkopf meistens vorhanden; dagegen habe ich denselben bei Kindern niemals gefunden.

Aus diesem Grunde habe ich bei dem männlichen und weiblichen erwachsenen Kehlkopf die knorpelige Stelle des unteren Stimmbandes in den meisten Fällen als einen Messungspunkt verwerthet.

Die vordere Anheftungsstelle der oberen und unteren Stimmbänder habe ich nach Geschlecht, Alter und nach den einzelnen Individuen verschieden gefunden.

Nachstehend gebe ich die Befunde meiner Messungen.

A. Obere Stimmbänder:

1. Entfernung der vorderen Insertion des oberen Stimmbandes vom tiefsten Punkt der Incisura cart. thyreoideae:

Männer	in 24 Fällen	5—7	mm
	in 5 „	3—4	„
	durchschnittlich	6	„
Weiber	in 24 Fällen	4—5	„
	in 4 „	2—3	„
	in 1 Fall	6	„
	durchschnittlich	4	„
Kinder	in 7 Fällen	3	„
	in 4 „	2	„
	durchschnittlich	2·6	„

2. Entfernung der vorderen Insertionen der beiden oberen Stimmbänder von einander:

Männer	in 24 Fällen	3—4	mm
	in 5 „	5—6·5	„
	durchschnittlich	4	„
Weiber	in 22 Fällen	4—5	„
	in 7 „	2·5—3.5	„
	durchschnittlich	4	„
Kinder	in 7 Fällen	2	„
	in 4 „	1 —1·5	„
	durchschnittlich	2	„

3. Entfernung der vorderen Insertion des oberen Stimmbandes vom vorderen Insertionspunkt des unteren Stimmbandes derselben Seite:

Männer	in 26 Fällen	3—4	mm
	in 3 „	5—5·5	„
	durchschnittlich	3·5	„



Weiber	in 21 Fällen	2—3·5 mm
	in 8 „	4—5 „
	durchschnittlich	3 „
Kinder	in 5 Fällen	1 „
	in 4 „	1·5 „
	in 2 „	2 „
	durchschnittlich	1·5 „

B. Untere Stimmbänder:

1. Abstand der vorderen Anheftung des unteren Stimmbandes vom tiefsten Punkt der Incisura cart. thyreoideae:

Männer	in 23 Fällen	8—10 mm
	in 6 „	5—7 „
	durchschnittlich	8·5 „
Weiber	in 23 Fällen	6—7 „
	in 3 „	8 „
	in 3 „	5 „
	durchschnittlich	6·5 „
Kinder	in 9 Fällen	3—4 „
	in 2 „	5 „
	durchschnittlich	4 „

2. Abstand der vorderen Insertionen beider unterer Stimmbänder von einander:

Männer	in 19 Fällen	1 mm
	in 6 „	2 „
	in 4 „	1.5 „
	durchschnittlich	1·5 „
Weiber	in 18 Fällen	1 „
	in 7 „	1·5 „
	in 4 „	2 „
	durchschnittlich	1.5 „
Kinder aus dem ersten Lebensjahr	in 8 Fällen	0·5—1 mm
	in 3 „ (Neugeborene)	nicht messbar gross
	durchschnittlich	0·5 mm

3. Abstand der vorderen Insertion eines unteren Stimmbandes vom unteren Rande der cart. thyreoidea in der Mittellinie:

Männer	in 22 Fällen	10—12 mm
	in 7 „	8—9 „
	durchschnittlich	10·5 „

Digitized by Google

Weiber	in 25 Fällen	5—9	mm
	in 4 „	10—11	„
	durchschnittlich	8	„
Kinder	in 10 Fällen	4—5	„
	in 1 Fall	3	„
	durchschnittlich	4	„

Nach dieser Uebersicht ergiebt sich, dass die Entfernung der Anheftungsstelle des oberen und unteren Stimmbandes von dem tiefsten Punkt der Incisura cart. thyreoideae und von dem unteren Rande der Cart. thyreoidea in der Mittellinie im Allgemeinen bei dem männlichen Kehlkopf grösser als bei dem weiblichen ist, während der Abstand der Anheftungsstellen beider oberen und unteren Stimmbänder von einander und die Entfernung der Insertion des oberen Stimmbandes von dem Insertionspunkte des unteren Stimmbandes bei beiden Geschlechtern beinahe in gleichem Verhältnisse steht, und ferner, dass die Anheftungsstellen gegenüber der Höhe der Cart. thyreoidea bei dem weiblichen Kehlkopf mehr Schwankungen unterliegen, als bei männlichen und endlich, dass die Anheftungspunkte der oberen und unteren Stimmbänder im Allgemeinen bei dem männlichen Kehlkopf durchschnittlich höher als bei dem weiblichen; bei dem weiblichen Kehlkopf höher als bei dem kindlichen gelegen sind.

Ich habe somit, entgegen den Autoren, die die Anheftungsstellen der Stimmbänder im Allgemeinen bei beiden Geschlechtern als gleich betrachtet und keine Rücksicht auf das Lebensalter genommen haben, die Anheftungsstellen der Stimmbänder bei dem männlichen, dem weiblichen und dem kindlichen Kehlkopf verschieden gefunden.

a Tiefster Punkt der Incisura cart. thyreoideae. *b* Anheftungspunkte der beiden unteren Stimmbänder. *c*, *d* Anheftungspunkte der beiden oberen Stimmbänder.

Wenn man die Anheftungspunkte beider oberen und unteren Stimmbänder zugleich berücksichtigt, so bilden die Insertionspunkte mit dem Grunde der Incisura cart. thyreoidae zusammen eine rhombische Figur. (Siehe nebenstehende Figur.) Der Grund der Incisura cart. thyreoideae bildet die obere Spitze der Figur; die Anheftungspunkte der beiden unteren Stimmbänder zusammen die untere Spitze der Figur; die Anheftungspunkte der beiden oberen Stimmbänder die beiden Seitenwinkel.

Digitized by Google

Die rhombische Figur ist bei dem männlichen Kehlkopf grösser als bei dem weiblichen; bei dem kindlichen Kehlkopf natürlich kleiner als bei dem weiblichen.

Das Maass für den Durchmesser *ab* beträgt:

bei Männern 8.5 mm
„ Weibern 6.5 „
„ Kindern 4 „

Das Maass für den Durchmesser *cd* beträgt:

bei Männern 4 mm
„ Weibern 4 „
„ Kindern 2 „

Nach diesen Daten lassen sich die vorderen Anheftungspunkte der Stimmbänder bei Männern, Weibern und Kindern (des vorhin angegebenen Lebensalters) von aussen her bestimmen.

Digitized by Google

Die Structur des Zellkernes.

Von

Richard Altmann.

In einer früheren Abhandlung habe ich darauf hingewiesen,[1] dass der Zellenkern ebenso wie der Zellenleib aus einem Multiplum von Granulis bestehen dürfte: „Die Structur des Kernes ist im gewöhnlichen Zustande desselben uns völlig unbekannt; denn jene groben unregelmässigen Netzformen, wie man sie im ruhenden Kerne theils nach künstlicher Behandlung, theils auch im frischen Zustande in verschiedener Art beobachten kann, mögen allerdings oft diagnostisch verwerthbar sein, sind aber selbst entweder Kunstproducte oder sind von irrelevanter Bedeutung. Man sieht dieses daraus, dass, sobald im Beginn der Theilung eine präcise Structur deutlich wird, diese augenscheinlich ohne alle Beziehungen zu jenen unbestimmten Ruhenetzen auftritt. Unsere Kenntnisse von der Structur des Kernes beginnen also erst mit der beginnenden Theilung. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der Inhalt des Kernes eine multiple Zusammensetzung aus vielen kleinsten Elementen habe."

Diese Vermuthung hat sich mir inzwischen durch die Thatsachen bestätigt. Mit Hülfe einer modificirten Fixirung durch Osmium und der nachfolgenden Färbung durch Cyanin zeigt sich der Kern als ein dichter Haufen violett gefärbter Körnchen, während die übrigen Zellenbestandtheile farblos oder schwach gefärbt bleiben. Diese Reaction ist so specifisch, dass schon geringe Variationen der Methode genügen, um sie zu verhindern.

Mit Hülfe gewöhnlicher Kernfärbungen erhält man an denselben Praeparaten Bilder, wie sie Figur *B* halbschematisirt zeigt. Man sieht wohl ein gröberes Netz den Raum des Kernes durchsetzen, welches dem Kernnetz der Autoren entsprechen dürfte, sieht aber dann dasselbe in ein noch

---

[1] Die Genese der Zelle. *Festschrift* für Carl Ludwig. 1887. S. 247. — Vgl. auch *Studien über die Zelle.* Leipzig 1886.

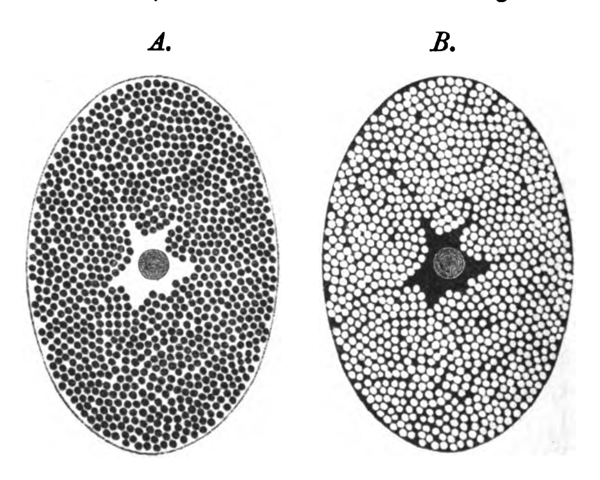
Digitized by Google

feineres Maschenwerk übergehen, dessen kleine Lücken oft in Form und Grösse recht regelmässig und abgerundet sind; es erscheint kaum zweifelhaft, dass es sich hier um den negativen Abdruck der eigentlichen Körnerstructur des Kernes handelt, wie solche in Figur *A* wiedergegeben ist.

Die Reactionen des Nucleolus sind hierbei schwankend; charakteristisch ist für denselben, dass er in einer oft sichtlich stärkeren Anhäufung der Intergranularsubstanz des Kernes eingebettet liegt, und dass erst von dieser Anhäufung die Netzbildung der Intergranularsubstanz ausgeht.

Auch diese netzförmige Intergranularsubstanz scheint kein homogenes Gebilde zu sein, sondern ich habe zuweilen mit Hülfe anderer Methoden Andeutungen bekommen, welche ihre Zusammensetzung aus noch kleineren,

A. *B.*



zu Fädchen aneinander gereihten Elementen zu zeigen schienen. Doch habe ich hierfür noch nicht endgültige Beweise, während die eigentliche Körnerstructur des Kernes (Fig. *A*) sich mit grosser Praegnanz darbietet.

Nachdem dieser Nachweis durch die erwähnte Methode geführt worden ist, wird es von hohem Interesse sein, die Verbindung zwischen diesen Bildern des ruhenden Kernes und den Erscheinungen des sich theilenden Kernes resp. anderen Zuständen desselben zu suchen. Ich kann vorläufig vermuthungsweise nur dasjenige hier wiederholen, was ich in der oben citirten Abhandlung darüber schon früher gesagt habe[1]: „Wenn der Kerninhalt wahrscheinlich eine multiple Zusammensetzung aus vielen kleinsten Elementen hat, so scheinen bei beginnender Theilung diese Elemente eine Conjugation einzugehen, die in den groben Fadenknäueln und den Chro-

[1] A. a. O. S. 248.

Digitized by Google

matintheilen der Aequatorialplatte ihr Höhestadium erreicht, um alsdann durch wieder eintretende Spaltung und Theilung zu dem ursprünglichen Zustand kleinster Elemente zurückzukehren.“

Gegenüber den gewöhnlicheren Kernfärbungsmitteln erscheint die Intergranularsubstanz des Kernes chromatophil, während die Kerngranula selbst sich gegen jene Farbstoffe durchaus resistent verhalten. Ob, wie es fast wahrscheinlich ist, bei beginnender Theilung ein Wechsel der Reaction eintritt, oder welche sonstigen Vorgänge dabei eine Rolle spielen, darüber weiss ich vorläufig nichts Bestimmtes auszusagen, doch wird sich dieses an geeignetem Material wohl nachweisen lassen, da die Methode an Praecision nichts zu wünschen übrig lässt. Eine genaue Beschreibung der Methode erfolgt in einer demnächst erscheinenden Abhandlung im Zusammenhang mit den übrigen Granulamethoden.

Ich muss gestehen, dass ich erst durch diesen Nachweis von den Granulis des Kernes mein Ziel ganz erreicht zu haben glaube, die letzten Formelemente der lebenden Substanz dem Auge zugänglich zu machen. Die Beobachtungen, welche Pfitzner, Balbiani und Andere in einzelnen speciellen Fällen über Elementarstructuren des Kernes gemacht haben, werden durch jenen allgemeinen Nachweis der Kerngranula ihre rechte Würdigung erfahren. —

Wenn man die Granulastructuren des Zellenleibes an verschiedenen Zellenarten genauer studirt hat, so sieht man eine überraschende Uebereinstimmung zwischen den Structuren des Kernes und des Zellenleibes, nur dass bei Letzterem das Vorhandensein der Nematoblasten in der Intergranularsubstanz oft leichter nachweisbar ist, und kann man daher mit den beistehenden Figuren *A* und *B* das Schema beider Structurarten decken. In beiden Fällen hat man daher auch irrthümlicher Weise vielfach eine Netz- oder Filarstructur als das Wesentliche angenommen. Die Figg. *A* und *B* zeigen es deutlich, wie man zu einer solchen Structur kommen kann, und welche Bedeutung sie für das Protoplasma hat. In meiner demnächst bei Veit & Comp. erscheinenden Monographie über „die Elementarorganismen“ werde ich genauer darauf einzugehen haben.

Digitized by Google

Untersuchungen über die Entwickelung des Diaphragmas und der benachbarten Organe bei den Wirbelthieren.

Von

Dr. Edvard Ravn
in Kopenhagen.

(Hierzu Taf. XXVI.)

Das Studium der Diaphragmen-Entwickelung bei den Wirbelthieren umfasst in erster Linie Untersuchungen über die Entstehung und die Umbildungen der Gekröse des Darmcanales und der aus diesem entstandenen grossen Drüsen, vor allem der Leber; erst in zweiter Linie kommt die Frage über den Ursprung der Musculatur des Zwerchfells. Vor kurzer Zeit habe ich eine Studie „über die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle bei Säugethierembryonen" veröffentlicht;[1] jetzt bin ich damit beschäftigt, dieselbe Frage bei Reptilienembryonen (Sauriern) zu verfolgen, wozu mir das nöthige Material in liebenswürdigster Weise von Hrn. Prof. E. Selenka (Erlangen) überlassen worden ist. Bevor ich aber zu der Embryologie übergehe, werde ich eine kurze Schilderung der Verhältnisse in der bezüglichen Region bei den erwachsenen Thieren geben.

I. Die Leibeshöhle der erwachsenen Lacerta viridis.

Ich habe überwiegend dieses Thier untersucht und von demselben nur männliche Individuen; von Lacerta agilis und viripara sind mir nur wenige Exemplare zu Gebote gestanden, darunter auch ein paar weibliche. So viel ich gesehen habe, ist es kein Unterschied zwischen diesen drei Arten von Lacerta; ich erwähne die Verhältnisse, wie ich sie in der L. viridis gefunden habe, und habe auch nur dieses Thier abgebildet.

[1] *Dies Archiv.* 1889.

Digitized by Google

Die Leibeshöhle der Lacerta viridis besteht aus zwei vollkommen geschiedenen, nicht communicirenden Abtheilungen, einer kleineren cranialen, der Pericardialhöhle, und einer weit grösseren caudalen, der Pleuroperitonäalhöhle. Die Scheidewand zwischen diesen beiden Abtheilungen steht schräg in der Richtung von caudal- und ventralwärts nach cranial- und dorsalwärts, so dass also die eine Fläche derselben, die gegen die Pericardialhöhle gekehrt und gegen diese etwas concav ist, nach cranial- und ventralwärts sieht, die andere, welche etwas convex gegen die Pleuroperitonäalhöhle vorspringt, nach caudal- und dorsalwärts. Diese Scheidewand lässt sich leicht in zwei, durch loses Bindegewebe verbundene Membranen spalten, von welchen die craniale ein Theil des parietalen Pericardiums ist, während die caudale eine dünne durchsichtige Membran ist, die ich Septum pericardiaco-pleuroperitonäale nennen werde. Dieses Septum ist rings herum an der Leibeswand angeheftet, ventralwärts an dem caudalen Ende des eigentlichen Sternums; dorsalwärts geht sie allmählich in die dorsale Leibeswand über. Wegen der schrägen Stellung der Scheidewand muss selbstverständlich die Pleuroperitonäalhöhle sich eine Strecke weit dorsalwärts von dem caudalen Theile der Pericardialhöhle hinauf fortsetzen.

Auf der Cranialfläche des Septum pericardiaco-pleuroperitonäale ruht das Pericardium parietale, eine dünne und durchsichtige, aber sehr resistente Membran, die mit dem Septum ebenso wie mit der Leibeswand durch loses Gewebe ohne dazwischenliegenden Holraum verbunden ist, so dass sie sehr leicht davon geschieden werden kann. Nur an der Herzspitze hängt das Pericardium bekanntlich durch ein ziemlich starkes Ligament mit dem caudalen Ende des Brustbeins zusammen, gerade im Uebergangswinkel zwischen dem Septum und der ventralen Leibeswand; längs dem Verlaufe der Vena cava inf. und den beiden Venae cavae supp. ist es etwas inniger als an den anderen Stellen mit dem Septum und dessen Fortsetzung auf der dorsalen Leibeswand verbunden.

Die Vena cava inf. durchbohrt das Septum pericardiaco-pleuroperitonäale in der Medianebene, nicht weit von der Insertion desselben an der ventralen Leibeswand. Sie liegt dann, während sie eine Strecke in der Richtung nach cranial- und dorsalwärts läuft und zugleich ein wenig nach rechts hin biegt, zwischen dem Septum und dem Pericardium parietale, ziemlich innig mit beiden verbunden, am meisten doch mit dem Pericardium. Nachher durchbohrt sie dieses letztere und liegt nun auf der letzten Strecke in der Höhle desselben, das heisst, sie ist von einer Fortsetzung des parietalen Pericardiums umgeben, die den Uebergang in das viscerale bildet. Die beiden Venae cavae supp. liegen auf einer kurzen Strecke in der dorsalen Leibeswand dorsalwärts vom Pericardium, durch-

Digitized by Google

bohren dann dieses und liegen so innerhalb der Höhle desselben. Doch hängen alle drei Gefässe in ihrem intrapericardialen Verlaufe mit der Dorsalwand des Pericardiums fest zusammen und liegen also nicht frei in der Höhle. Dies thut dagegen der gemeinsame Arterienstamm mit seinen drei Lumina bis zu der Stelle, wo die Arterien auseinandergehen; die Aortenbögen liegen dann ziemlich tief in der dorsalen Leibeswand eingeschlossen, die Pulmonalarterien liegen etwas mehr ventralwärts zu beiden Seiten der Luftröhre.

Die Fig. 1 stellt die Pleuroperitonäalhöhle von ventraler Seite geöffnet dar; das schrägstehende Septum pericardiaco-pleuroperitonäale ist mit *s. per.-pl. p.* bezeichnet. Cranialwärts von diesem sieht man das Herz, *c*, vom Pericardium parietale umschlossen; dieses letztere ist von der Leibeswand und dem Septum so viel als möglich lospräparirt. *v. c.* i_1 ist die Vena cava inf., die sowohl mit dem Septum als mit dem Pericardium zusammenhängt; sie ist übergeschnitten, weil das Septum dorsalwärts von ihrer Durchtrittsstelle von einem Frontalschnitte getroffen ist. In der Pleuroperitonäalhöhle sind die meisten Organe herausgenommen. Fig. 2 zeigt die Pericardialhöhle allein geöffnet; das Pericardium, das ebenso wie in Fig. 1 von der Leibeswand und dem Septum, *s. per.-pl. p.*, möglichst lospräparirt ist, ist geöffnet und der grösste Theil seiner ventralen Fläche entfernt, das Herz ist herausgenommen, so dass man den intrapericardialen Theil der Gefässe sieht, sowohl der Venen als der Arterien. Von der Vena cava inf., *v. c.* i_1, sieht man auch den extrapericardialen Theil oder den Theil, der nach Durchbohrung des Septums zwischen diesem und dem Pericardium liegt. Ferner ist auch das Ligament sichtbar, welches Pericardiumspitze und Brustbein (*st* ist das caudale Ende desselben) verbindet; dass auch die Spitze des Herzens mit dem Pericard verbunden ist, ist bekannt.

Die Figg. 3 und 4 zeigen bezw. die rechte und linke Wand der Leibeshöhle weggeschnitten; im caudalen Theile ist aber in beiden Figuren auch die Ventralwand fort. Während aber in Fig. 4, welche das Thier von der linken Seite zeigt, nur die Pleuroperitonäalhöhle geöffnet ist, ist in der von der rechten Seite gesehenen Fig. 3 auch ein kleiner Theil der Leibeswand im Bereiche der Pericardialhöhle wegpräparirt, so dass man das Septum pericardiaco-pleuroperitonäale (*s. per.-pl. p.*) an seinem Insertionsrande angeschnitten sieht; ebenso ist auch der auf dem Septum gelegene extrapericardiale Theil der Vena cava inf. (*v. c.* i_1) sichtbar; dagegen ist die Pericardialhöhle selbst nicht geöffnet. Endlich stellen die Figg. 5 und 6 die Leber dar, erstere das Organ von der dorsalen Fläche gesehen, letztere von der ventralen.

Caudalwärts von der Scheidewand zwischen Pericardial- und Pleuro-

Digitized by Google

peritonäalhöhle befindet sich diese letztere Höhle, welche sowohl die Lungen als den Darmcanal und die Leber enthält, und also sowohl der Pleural- als der Peritonäalhöhle der Säugethiere entspricht. Doch findet sich, wie bekannt, eine Andeutung einer Sonderung in diese beiden Höhlen, indem der ganze caudale Theil der Pleuroperitonealhöhle mit schwarzem Pigment bekleidet ist, während die Wand des cranialen Theiles pigmentlos ist. Die Grenze zwischen dem pigmentirten und dem unpigmentirten Abschnitte bildet jederseits eine schräge Linie, die in der Mitte der ventralen Wand etwas caudalwärts von der Insertion des Septum pericardiaco-pleuroperitonäale beginnt und von hier aus um den Körper herum und zugleich sehr steil nach caudalwärts läuft, so dass sie auf der Dorsalwand der Leibeshöhle mit der Grenzlinie der anderen Seite etwas cranialwärts von den beiden Hoden zusammentrifft. Doch streckt sich sowohl in der ventralen als der dorsalen Medianebene die unpigmentirte Zone in einer schmalen Zunge zwischen den beiderseitigen schwarzen Partien nach caudalwärts, so dass also sowohl ventralwärts als dorsalwärts die beiderseitigen Grenzlinien, kurz bevor sie die Medianebene erreichen, nach caudalwärts umbiegen und erst weiter caudalwärts zur Vereinigung kommen, was theilweise aus Fig. 1 ersichtlich ist, wo die beiderseitigen Grenzlinien mit * bezeichnet sind. Von dem Abschnitte der Grenzlinie, welche der Dorsal- und Lateralwand gehört, hebt sich eine dünne Falte, die etwas zur Seite der Medianebene sehr hoch ist und sowohl medial- als lateralwärts allmählich niedriger wird; sie springt aber nicht gerade gegen das Innere der Höhle hervor, sondern ist lateralwärts (und caudalwärts) umgeklappt, so dass ihr freier Rand nach lateral- und caudalwärts kehrt und ihre ursprünglich laterale (und caudale) Fläche gegen die dorsale Leibeswand anliegt, während die mediale Fläche ventralwärts sieht und frei gegen das Innere der Höhle gekehrt ist. Diese Falte ist die Urnieren-Falte, *p. c. W.* (Fig. 1), in welcher der Nebenhoden und Reste der Urniere und des Müller'schen Ganges eingeschlossen sind. Von ihrer ventralen (medialen) Fläche hebt sich eine secundäre, kleinere Falte, welche sich zum dorsalen Rande des Hodens, *t*, erstreckt. (Der Hoden ist in Fig. 1 lateralwärts umgelegt.)

In der Pleuroperitonäalhöhle sind die beiden Lungen (Figg. 1, 3 und 4 *p*) so gelegen, dass sie sich ganz und gar cranialwärts vom dorsalen Theile der Grenzlinie (Fig. 1 *) befinden; die cranialen Spitzen der Lungen ragen in den Theil der Höhle hinauf, welcher dorsalwärts vom Septum pericardiaco-pleuroperitonäale (*s. per.-pl. p.*) liegt. Die Leber (Figg. 3 und 4 *h*) befindet sich ventralwärts von den Lungen und dem Darmcanal, streckt sich bedeutend weiter nach caudalwärts als die Lungen, nämlich ungefähr bis zur Höhe der Hoden; cranialwärts reicht sie aber nicht so weit hinauf wie die Lungen, nämlich nicht ganz bis zur ventralen Insertion des Sep-

Digitized by Google

tums (Fig. 3), und sie befindet sich also im Ganzen caudalwärts von dem ventralen Theile der Grenzlinie. Ein den ventralen und den dorsalen Theil der Grenzlinie verbindendes Plan würde caudalwärts von den Lungen, cranialwärts von der Leber liegen. Die Leber (Figg. 5 und 6) ist im Ganzen ziemlich flach in dorso-ventraler Richtung, und von Seite zu Seite gekrümmt mit ventraler Convexität; cranialwärts hat sie ein verjüngtes Ende, nach caudalwärts wird sie sowohl breiter als dicker. Die ventrale, convexe Fläche, die in Fig. 6 abgebildet ist, wo die Ursprungslinien der sogleich zu beschreibenden Ligamente punktirt dargestellt sind, ist einigermaassen spitzwinklig dreieckig mit der Spitze nach cranialwärts, der Basis nach caudalwärts gerichtet. Das craniale Ende ist in drei kleine Spitzen zerklüftet; aus der Incisur zwischen mittlerer und rechter Spitze taucht die Vena cava inf., *v. c. i*, aus der Leber hervor, um nach cranialwärts zu verlaufen und dann das mehrmals erwähnte Septum pericardiaco-pleuroperitonäale zu durchbohren (Fig. 3). In der Incisur zwischen mittlerer und linker Spitze kommt ein kleines Gefäss zum Vorschein, das ziemlich steil nach cranial- und ventralwärts zur ventralen Bauchwand emporsteigt. Die Dorsalfläche der Leber (Fig. 5) ist von der einen Seite zur anderen ziemlich stark ausgehöhlt und hat dieselbe dreieckige Form und dieselben drei cranialen Spitzen wie die ventrale Fläche. Vom rechten Abschnitte der Dorsalfläche tritt der caudale Theil besonders stark nach dorsalwärts hervor (Figg. 5 und 3); dieser hervortretende Theil ist ziemlich fest mit der Ventralfläche der Urnierenfalte verbunden, wie es unten genauer erörtert werden soll.

Die Pleuroperitonäalhöhle ist nun mittelst dünner, von der Wand zu den verschiedenen Eingeweiden sich erstreckenden, Gekrösplatten in mehrere Abtheilungen zerlegt, die indessen alle miteinander in Communication stehen. Erstens ist der dorsale Umfang des ganzen Intestinaltractus an der dorsalen Leibeswand festgeheftet, so dass man nirgends dorsalwärts um den Darm herum von der einen Seite zur anderen kommen kann; längs seines ganzen Verlaufs hat also der Darm ein dorsales Gekröse, ein Mesenterium dorsale (Fig. 1 *msg*). Dieses ist indessen in den verschiedenen Abtheilungen des Darmes von sehr verschiedener Höhe; im cranialsten Theile dorsalwärts vom cranialen Theile der Pericardialhöhle liegt der Verdauungscanal und die Trachea mit den Lungengefässen noch in der dorsalen Leibeswand eingeschlossen, so dass man also hier nicht von einem eigentlichen Gekröse sprechen kann; da aber, wo die schrägstehende Scheidewand zwischen beiden Abtheilungen der Leibeshöhle sich von der dorsalen Leibeswand abzuheben beginnt, um sich zur ventralen Wand hinüberzuspannen, da hebt sich der Oesophagus von der Dorsalwand hervor und bekommt dadurch ein wirkliches, noch aber sehr niedriges Dorsalgekröse.

Digitized by Google

Allmählich wird dieses höher und erreicht am Magen und am cranialen Theile des Dünndarmes seine grösste Höhe, während es weiter caudalwärts wieder etwas an Höhe abnimmt. Am Magen und Duodenum ist es etwas nach links umgelegt, während der Darmcanal selbst hier etwas nach rechts gedreht ist; dadurch entsteht eine rudimentäre Bursa omentalis. Bekanntlich besteht das Dorsalgekröse des Darmes an seiner Wurzel aus zwei Blättern, die einen längsverlaufenden, die Aorta abdominalis umhüllenden Lymphcanal umschliessen. Im Bereiche des Magens und Duodenums weitet sich dieser Canal nach ventralwärts bedeutend aus, so dass hier in dem hohen Gekröse ein grosser flacher Lymphraum entsteht, der etwas caudalwärts von der Einmündungsstelle des Gallenganges bis an den dorsalen Umfang des Darmes heranreicht. Die Milz ist an der linken Wand dieses Raumes oder am linken Blatte des dorsalen Magen-Dünndarm-Gekröses angeheftet (Fig. 1 und 4 *l*; in Fig. 1 ist das durchgeschnittene Gekröse, *msg*, nicht als doppelt dargestellt), und in diesem Blatte liegt auch der von Leydig erwähnte dünne Seitenzweig des Pancreas, dessen Ende bis zur Milz heranreicht (Fig. 4 *pc*).

Ferner besitzt der Darm ein Mesenterium ventrale, doch nur der craniale Theil desselben. Es beginnt da, wo das Septum pericardiaco-pleuroperitonäale sich von der dorsalen Leibeswand abzuheben anfängt, und hier im cranialsten Theile ist es an der Dorsalfläche dieses Septums angeheftet, ist hier ziemlich dick und schliesst die Trachea und die Lungengefässe nebst dem Theile der Vena cava inf., der gerade caudalwärts von dem Septum liegt, ein. Weiter caudalwärts spaltet sich dieser dicke Theil des Ventralgekröses in mehrere dünne Platten, die alle ziemlich sagittal gestellt sind und parallel nebeneinander stehen. Von diesen ist die mittlere das eigentliche Ventralgekröse, das vom Darm zur ventralen Leibeswand geht; in diesem ist aber die Leber und in deren cranialer Fortsetzung die Vena cava inf. eingeschaltet, so dass es in zwei Bänder zerfällt, von denen das eine vom Darm zur Dorsalfläche der Vena cava inf. und der Leber geht, und welches Lig. intestino-hepaticum (*l. i. h.*) genannt werden soll, während das andere, das Lig. suspensorium hepatis (*l. s. h.*) von der Ventralfläche derselben Organe zur ventralen Leibeswand ausgespannt ist. Das Lig. intestino-hepaticum steht im cranialen Theile ziemlich sagittal, wird aber nach caudalwärts zu mehr frontal gestellt wegen der Umbiegung des Magens; nachdem es aus dem dicken Theile des Ventralgekröses hervorgegangen ist, liegt die ventrale Insertion desselben erst auf der dorsalen Fläche der Vena cava inf. und geht dann in der Incisur zwischen mittlerer und linker Leberspitze auf die Dorsalfläche dieser Drüse über. Hier (Fig. 5) läuft die Insertion ungefähr in der Mitte der Fläche nach caudalwärts, biegt aber im caudalsten Theile etwas nach links

Digitized by Google

aus. In dem Bande sind zwei kleine Gefässe eingeschlossen (Fig. 5), die vom Magen zur Leber laufen. Sein Ende erreicht das Ligament am caudalen Leberrande; der freie Rand desselben steigt vom Duodenum ziemlich gerade cranialwärts und zugleich etwas ventralwärts zur Leber empor; er schliesst den grössten Theil des Pancreas, die Pfortader und den oder die Lebergänge ein. In Fig. 3 bedeutet *pc* das Pancreas und zeigt also auch den freien Rand des Bandes an. In der Nähe des caudalen Endes des freien Randes ist die rechte Fläche des Ligaments (wegen der Umlegung des Magens und Dünndarms die dorsale Fläche) mit der rechten (oder ventralen) Fläche des Dorsalgekröses eine kurze Strecke verlöthet und etwas nach rechts übergezogen; dadurch entsteht die in Fig. 3 sichtbare concave, vorspringende Falte, und dadurch wird Weg geschafft für die Gefässe, namentlich die Vena porta, die von dem dorsalen in das ventrale Gekröse übergeführt werden sollen. Denselben Weg geht der Seitenzweig des Pancreas, der etwas cranialwärts vom caudalen Ende von der Hauptmasse sich abzweigt und zur Milz zieht. Dorsalwärts von dieser Falte kommt man in den Saccus omenti minoris hinein; ein Saccus omenti majoris existirt überhaupt gar nicht.

Das Ligamentum suspensorium hepatis (Figg. 3 und 4 *l. s. h.*), das sich an der ventralen Bauchwand inserirt, entspringt im cranialen Theile, wenn es eben aus dem dicken Theile des ventralen Darmgekröses hervorgegangen ist, auf dem ventralen Umfange der Vena cava inf.; von dieser geht der Ursprung (Fig. 6 *l. s. h.*) über die mittlere Spitze des cranialen Leberendes auf die Ventralfläche der genannten Drüse über, wo er ungefähr in der Mittellinie nach caudalwärts läuft; fast grade im Mittelpunkte der Fläche spaltet sich das Band in zwei, die nach caudalwärts auseinander divergiren. Das Ligamentum suspensorium führt mehrere (zwei) Gefässe von der ventralen Bauchwand zur Leber hinüber; namentlich im Theilungswinkel selbst liegt ein ziemlich starkes Gefäss eingeschlossen (Figg. 3, 4 und 6 ***). Von den beiden Flügeln, in welche sich das Ligamentum suspensorium spaltet, ist der linke die eigentliche Fortsetzung desselben, denn er endet am caudalen Leberrande, wo sich eine kleine Incisur findet, mit einem freien Rande, der die Vena umbilicalis einschliesst (Fig. 6 *l. s.* h_1; ebenso Figg. 3 und 4, wo die genannten Buchstaben am caudalen freien Rande des Bandes angebracht sind). Die Ursprungslinie des rechten Flügels (Fig. 6 *l. s.* h_2) geht auf die ventrale Fläche der Vesica fellea über (Figg. 6 und 3 *v. f.*); sein caudaler Rand (Figg. 3 und 4 *l. s.* h_2) liegt etwas mehr cranialwärts als der Rand des linken Flügels und ist mehr schräg gerichtet, mit dem ventralen Ende cranialwärts. Der rechte Flügel schliesst kein Gefäss ein.

Zwischen den beiden divergirenden Flügeln des Lig. suspensorium findet

Digitized by Google

sich ein kleiner, ziemlich selbständiger Leberlappen eingeschlossen, den ich Lobulus ventralis hepatis nennen werde (Figg. 3 und 6 *h. v.*). Er hängt continuirlich mit dem linken Abschnitte der Leber zusammen, nur durch die Ursprungslinie des linken Flügels des Lig. suspensorium und die Incisura (umbilicalis) im caudalen Rande davon abgegrenzt. Vom rechten Leberabschnitte ist er dagegen durch eine tiefe Furche getrennt. In dem Rande, womit der rechte Leberabschnitt diese Furche begrenzt, findet sich ein grosser Ausschnitt, worin die Ventralfläche der Vesica fellea (Figg. 3 und 6 *v. f.*) zu Tage tritt; der Ursprung des rechten Flügels des Lig. suspensorium (*l. s.* h_2) liegt in einiger Entfernung von diesem Rande.

Auf der Dorsalfläche der Leber findet sich ein entsprechender selbständiger Lappen, der Lobulus dorsalis (Fig. 5 *h. d.*), der ebenso in continuirlicher Verbindung mit dem linken Leberabschnitte ist, nur durch die Ursprungslinie des Lig. intestino-hepaticum (*l. i. h.*) davon einigermaassen abgegrenzt, während er durch eine tief einschneidende Furche vom rechten Abschnitte gesondert ist. Die beiden Lobuli, ventralis und dorsalis, sind durch eine tiefe quere Furche von einander getrennt; das ist die Porta hepatis, worin sich die verschiedenen Gefässe in das Organ einsenken.

Ausser den schon genannten Bändern sind nun aber noch einige andere an die Flächen der Leber geheftet. Von dem cranialen Theile der Ventralfläche gehen noch zwei Ligamente zur ventralen Bauchwand, eins auf jeder Seite des eigentlichen Lig. suspensorium und einigermaassen mit diesem parallel; beide gehen aus dem dicken Theile des Ventralgekrösses hervor und gehören also auch zu den erwähnten dünnen Gekrösplatten, in welche sich dieses spaltet. Ich nenne sie Ligamenta suspensoria accessoria dextrum und sinistrum (Figg. 3, 4 und 6 *l. s. h. a. d.* und *l. s. h. a. s.*). Das rechte entspringt erst von der Vena cava inf. neben dem eigentlichen Lig. suspensorium, dann geht der Ursprung im Grunde der Incisur zwischen mittlerer und rechter Leberspitze auf die ventrale Leberfläche über (Fig. 6), setzt sich hier eine kurze Strecke fort in der Richtung nach caudal- und etwas lateralwärts bis in der Nähe des rechten Leberrandes, welchen er nicht erreicht. Der caudale freie Rand dieses Bandes geht schräg kopf- und ventralwärts (Fig. 3); das Ligament schliesst keine Gefässe ein. Das linke Lig. suspensorium accessorium entspringt ebenfalls von der Vena cava inf. links vom eigentlichen Lig. suspensorium; der Ursprung geht dann in der Tiefe der Incisur zwischen mittlerer und linker Leberspitze auf die Ventralfläche der Leber über (Fig. 6), verhält sich hier wie der Ursprung des rechten Bandes, streckt sich aber ganz bis zum linken Leberrande, wo sich hier eine kleine Incisur findet (Fig. 6). Der freie Rand ist ebenso gerichtet wie am rechten Bande (Fig. 4 *l. s. h. a. s.*; hier ist indessen der grösste Theil des linken Bandes durch ein gleich zu erwähnendes, von

Digitized by Google

der linken Lunge zur ventralen Bauchwand sich erstreckendes Ligament verdeckt; nur die caudalste Spitze ist frei, und diese ist mit den Buchstaben gemerkt). Das Lig. suspensorium accessorium sin. schliesst ein Gefäss ein, das aus der erwähnten Incisur im cranialen Leberende hervorkommt und ziemlich gerade cranialwärts und etwas ventralwärts zur ventralen Bauchwand verläuft.

An der dorsalen Fläche der Leber (Fig. 5) ist ausser dem schon erwähnten Lig. intestino-hepaticum (*l. i. h.*) noch eine sagittale Platte angeheftet, die nach cranialwärts ebenfalls in das gemeinsame dicke Ventralgekröse übergeht. Um dieses zu schildern, muss ich aber erst die Befestigung der Lungen etwas näher erwähnen.

Die Lungen der Lacerta viridis sind, wie oben gesagt, ungefähr spindelförmig; ihr längster Durchmesser liegt in cranio-caudaler Richtung mit dem caudalen Ende etwas lateralwärts gerichtet (Fig. 1 *p.*). In der Nähe der cranialen Spitze ist jede Lunge mit ihrem medialen Umfange an dem dicken Theile des Ventralgekröses befestigt, indem sie so dicht an der Lateralfläche der Trachea liegt, dass man von aussen her gar keinen Luftröhrenast sieht; cranialwärts von dieser Stelle ist die Spitze der Lunge ringsum frei und ragt in den erwähnten Blindsack der Pleuroperitonäalhöhle hinauf, der dorsalwärts vom caudalen Theile der Pericardialhöhle liegt (Figg. 1 und 3), und welcher durch den Darmcanal mit seinen beiden Gekrösen vollständig von dem Blindsack der anderen Seite geschieden ist. Caudalwärts von der erwähnten Stelle oder vom Hilus pulmonis entfernt sich der mediale Umfang der Lunge mehr und mehr von der Speiseröhre sammt deren dorsalen und ventralen Gekröse, ist aber mit diesen Theilen durch das frontalstehende Ligamentum pulmonale verbunden (Fig. 1 *l. p.*), das in der cranialen Partie von der Lateralfläche des Oesophagus entspringt, während es nach caudalwärts zu immer mehr auf das dorsale Darmgekröse übergeht. Das Lig. pulmonale wird selbstverständlich breiter, je mehr caudalwärts (wegen der schrägen Stellung der Lungen); cranialwärts endet es natürlich da, wo die Medialfläche der Lunge dicht am Ventralgekröse befestigt ist, also am Hilus. Das linke Pulmonalligament hat einen caudalen freien Rand, der sich sehr schräg nach cranial- und lateralwärts zur caudalen Spitze der Lunge erstreckt (Figg. 1 und 4 * *). Das rechte Ligament hat aber keinen solchen Rand, wie weiter unten erwähnt werden soll.

Von der Ventralfläche jeder Lunge geht ein sagittal gestelltes Ligament aus, das ich Ligamentum pulmonale accessorium, dextrum und sinistrum, nennen werde (Fig. 1 *l. p. a. d.* und *l. p. a. s.*; in dieser Figur sind beide nahe an ihrem Ursprung übergeschnitten). Nach cranialwärts nähert sich der Ursprung dieser beiden Bänder immer mehr der Medianebene, bis sie am Hilus pulmonis in den gemeinsamen dicken Theil des

Digitized by Google

Ventralgekröses übergehen. Der Ursprung des linken Lig. pulmonale accessorium streckt sich caudalwärts bis zur halben Höhe der Lunge (Fig. 1); das Band spannt sich von der Ventralfläche dieser zur ventralen Bauchwand über, indem es links um den linken Rand der Leber geht; es hat einen freien caudalen, ziemlich genau sagittal gerichteten Rand (Fig. 4, wo es den cranialen Theil des linken Leberrandes und den grössten Theil des Lig. suspensorium accessorium sin. deckt).

Um das Verhalten des rechten Lig. pulmonale und Lig. pulmonale accessorium zu verstehen, ist es zweckmässig diese beiden Bänder zusammen als ein einziges, in welchem die Lunge eingeschaltet ist, aufzufassen. Auf der linken Seite streckt sich dieses gemeinsame Ligament nicht über das caudale Lungenende hinaus, d. h. der caudale freie Rand des Lig. pulmonale trifft auf die Lungenspitze; rechterseits dagegen setzt sich das gemeinsame Band weit über die Lungenspitze caudalwärts fort, und weil also keine Lunge mehr da ist, hört hier die Trennung in Lig. pulmonale und Lig. pulmonale accessorium auf, es giebt nunmehr bloss ein Band, das ich „Fortsetzung des Lig. pulmonale“ nennen werde (Fig. 1 *c. l. p. d.*). Der Ursprung des Lig. pulmonale liegt, wie erwähnt, im cranialen Theile auf der Lateralfläche des Oesophagus, weiter caudalwärts rückt er auf das dorsale Darmgekröse über, noch weiter caudalwärts, im Bereiche der „Fortsetzung“, hat die Ursprungslinie des Ligaments auch das Darmgekröse verlassen und ist auf die dorsale Bauchwand übergegangen, liegt also hier neben dem Ursprung des Darmgekröses und geht zuletzt auf die ventrale (oder mediale) Fläche der Urnierenfalte über. Hier biegt sich die Ursprungslinie des Bandes nach lateralwärts um und setzt sich theils in einem aufsteigenden (cranialwärts verlaufenden), theils in einem absteigenden (caudalwärts verlaufenden) Ast fort. Der aufsteigende Ast hört bald auf, so dass also hier das Ligament einen freien Rand bekommt; der absteigende Ast geht direct in die secundäre Falte über, die sich von der Ventralfläche der Urnierenfalte erhebt, und welche zum Rande des Hodens ausgespannt ist (Fig. 1).

Die Insertion des gemeinsamen rechten Bandes (also im Bereiche der Lunge die Insertion des Lig. pulmonale accessorium, caudalwärts von dieser diejenige der „Fortsetzung“) findet sich auf der dorsalen Leberfläche rechts von und parallel der Insertion des Lig. intestino-hepaticum (Fig. 5 *l. p. a. d.* und *c. l. p. d.*) Hierin weicht also das rechte Band bedeutend von dem linken ab; denn dieses letztere inserirt sich, wie oben schon erwähnt, auf der ventralen Bauchwand, indem es neben dem linken Leberrande vorbeigeht; ersteres dagegen trifft auf die dorsale Leberfläche und setzt sich nicht bis zur ventralen Bauchwand fort. Cranialwärts geht die Insertion des rechten Lig. pulmonale accessorium in der Incisur zwischen rechter und

Digitized by Google

mittlerer Leberspitze auf den Dorsalumfang der Vena cava inf. über (Fig. 5) und geht dann in dem dicken gemeinsamen Theil des Ventralgekröses auf. Caudalwärts macht die Insertionslinie der „Fortsetzung des Lig. pulmonale“ (hier natürlich besser „Fortsetzung des Lig. pulm. access.“) dieselbe laterale Umbiegung wie die Ursprungslinie und setzt sich ebenso theils in einen aufsteigenden, theils in einen absteigenden Ast fort (Fig. 5). Dieser caudale Theil des Bandes (der „Fortsetzung“) ist sehr niedrig (in sagittaler Richtung), so dass der caudale vorspringende Theil des rechten Leberabschnittes (Fig. 5) sehr innig mit der dorsalen Bauchwand oder der Urnierenfalte verbunden ist; hier treten Gefässe von dieser Wand in die Leber hinüber, nämlich am Ende des absteigenden Astes des Bandes die Vena cava inf. (*v. c. i.* Figg. 1, 3 und 5) und im aufsteigenden Aste zwei Zweige der Aorta abdominalis (Fig. 5; auch in Fig. 1 sind sie angedeutet). Sonst führt das Lig. pulmonale und das Lig. pulmonale accessorium sowie die „Fortsetzung“ keine Gefässe.

Wenn man caudalwärts von der Stelle, wo die Vena cava inf. von der Urnierenfalte in die Leber hinübergeht (Fig. 1 *v. c. i.*), und ventralwärts vom rechten Hoden *(t)* eine dünne Sonde dorsalwärts von der Leber von rechts nach links einführt, kommt man dorsalwärts von der in Fig. 3 abgebildeten, oben schon erwähnten concaven Falte in den Saccus omenti minoris hinein; die Eingangsöffnung dieses ist das Foramen Winslowii. Ferner kann man von hier aus in cranialer Richtung in einen engen, länglichen, von caudal- nach cranialwärts gerichteten Raum eindringen, welcher in der caudalen Hälfte von der dorsalen Bauchwand, der „Fortsetzung des Lig. pulmonale“, der Leber und dem Magen und Duodenum mit dem dorsalen und ventralen Gekröse (Lig. intestino-hepaticum) begrenzt wird, in der cranialen Hälfte dagegen von dem Lig. pulmonale dextr., der Lunge, dem Lig. pulmonale accessor. dextr., der Leber und in deren Fortsetzung von der Vena cava inf., und der Speiseröhre mit den beiden Gekrösen. Der Raum endet blind am Hilus pulmonis. Die Richtung der in diesen Raum eingeführten Sonde ist in Fig. 1 durch eine punktirte Linie, welche die Buchstaben *r. s. s. o.* trägt, bezeichnet. Dieser Raum ist der Recessus superior sacci omenti und entspricht dem auch bei den Säugethieren so benannten cranialen Ausläufer des Saccus omenti minoris (auf die Dorsalfläche des Lobus Spiegelii hinauf), bei den Säugern aber wird der Recessus cranialwärts vom Diaphragma abgeschlossen; bei der Lacerta viridis setzt er sich dagegen bedeutend weiter nach cranialwärts fort und endet erst am Hilus der Lunge; an dieser Stelle ist er blind abgeschlossen. Dasselbe ist aber, wie ich in meiner oben citirten Abhandlung gezeigt habe, der Fall bei jungen Säugethier-Embryonen: bei diesen streckt sich der Recessus superior sacci omenti anfänglich bis zum Hilus pulmonis hinauf (wie es auch in den Querschnitts-

Digitized by Google

Abbildungen in His „Anatomie menschlicher Embryonen“ zu sehen ist); später wird aber sein Lumen in der Höhe der Cardia verschlossen, wodurch die caudalwärts von der Verschlussstelle gelegene Partie in Verbindung mit dem Saccus omenti bleibt und den definitiven Recessus superior desselben bildet, während das cranialwärts von der Verschlussstelle gelegene Stück des ursprünglichen Recessus bei einigen Säugethieren (so beim Kaninchen) zu einem allenthalben abgeschlossenen Sack wird, der sich später um die Ventralseite des Oesophagus herumlegt und so eine Art Schleimscheide für dieses Organ bildet; bei anderen Säugethieren dagegen (wie beim Menschen) obliterirt wahrscheinlich das Lumen dieses Theiles des ursprünglichen Recessus superior sacci omenti. Ich habe ebenfalls erwähnt, dass sich auch auf der linken Seite ursprünglich ein ähnlicher, cranialwärts blind geschlossener Kanal wie der Recessus superior sacci omenti bildet, der aber bei den Säugethieren nie zur Entwickelung kommt; bei der Lacerta dagegen findet sich auch dieser einigermaassen entwickelt als der zwischen dem Darm mit seinen Gekrösen (und der Leber) einerseits und der linken Lunge mit den Ligg. pulmonale und pulmonale accessorium andererseits gelegene Raum (Fig. 1 der Raum zwischen *l. i. h.* und *l. p. a. s.*).

Was das Zwerchfell betrifft, bin ich der Meinung, dass die Scheidewand zwischen Pericardial- und Pleuroperitonäalhöhle, das Septum pericardiaco-pleuroperitonäale (*s. per.-pl. p.*) in Verbindung mit dem Theile des Pericardiums, der darauf ruht, dem ventralen Theile des Säugethier-Diaphragmas (nämlich dem Theile, worauf das Pericardium ruht) + der Scheidewand zwischen Pericardial- und Pleuralhöhle (oder der Membrana pleuro-pericardiaca) entspricht. Denn durch die erwähnte Scheidewand wird die Pericardialhöhle sowohl von der Pleural- als von der Peritonäalhöhle vollkommen geschieden; sie enthält auch das Foramen pro vena cava. Dagegen fehlen bei der Lacerta viridis die beiderseitigen dorsalen Abschnitte des Zwerchfells, nämlich diejenigen, welche bei den Säugern die Pleuralhöhlen von der Peritonäalhöhle abschliessen. Doch meine ich eine Andeutung dieser dorsalen Abschnitte des Zwerchfells in den niedrigen Falten sehen zu können, die sich in der Fortsetzung der hohen Urnierenfalte von den Grenzlinien des unpigmentirten und des pigmentirten Theiles der Pleuroperitonäalhöhle erheben, und die sich bis auf die ventrale Bauchwand herum fortsetzen. Ich glaube nämlich, dass diese Falten den dorsalen Falten in den Recessus parietales dorsales (Uskows dorsalen Pfeilern, siehe meine oben citirte Abhandlung) entsprechen. Dass sie sich direct in die Urnierenfalten fortsetzen, ist nicht sonderbar, wenn man bedenkt, dass auch bei Säugethier-Embryonen die cranialen Spitzen der Urnierenfalten mit dem Zwerchfell in Verbindung stehen (Zwerchfellband der Urniere).

Die Theilung des cranialen Endes der Leber in drei Spitzen könnte

Digitized by Google

als ein Ausdruck der embryonalen Dreitheilung dieses Organs (in einen mittleren ventralen und zwei seitlichen dorsalen Lappen) aufgefasst werden; doch sind es in der Configuration dieses Leberendes und in der Entwickelung der Ligamente so grosse Verschiedenheiten, dass es schwierig zu entscheiden ist, ob die oben gegebene Darstellung wirklich dem normalen Verhalten entspricht. Ich habe nämlich öfters Abweichungen von dem geschilderten Befunde gesehen. Die Incisur, woraus die Vena cava inf. hervortaucht, ist immer vorhanden; dagegen kann die Incisur zwischen mittlerer und linker Spitze ganz verschwunden sein, so dass das craniale Leberende nur in zwei Spitzen zerfällt; in anderen Fällen ist die oben erwähnte kleine Incisur im linken Rande nahe der Spitze (Fig. 6) sehr tief, wodurch es vier Spitzen entstehen können. Die beiden Ligg. suspensoria accessoria (Fig. 6 *l. s. h. a. d.* und *l. s. h. a. s.*) sind bisweilen sehr wenig entwickelt, wogegen das eigentliche Lig. suspensorium immer sehr wohlentwickelt ist. Einmal glaube ich das im linken Lig. suspensorium access. gelegene kleine Gefäss (Fig. 6) in dem eigentlichen Lig. suspens. gesehen zu haben. Ferner habe ich einmal mit Sicherheit eine Verbindung des Randes des linken Lig. pulmonale accessorium mit dem linken Leberrande (in der eben erwähnten Incisur in diesem Rande nahe der Spitze) mittelst eines kurzen Fadens beobachtet, was insofern von Interesse ist, weil es zeigt, dass das linke Lig. pulmonale access. ebenso wie das rechte zur Leber gehen kann. Der normale Unterschied im Verlaufe dieser beiden Bänder scheint mir dadurch zu Stande gekommen zu sein, dass der Rand der Falte, welche von der Ventralfläche der Lunge hervorwächst, um das Lig. pulmonale accessorium zu bilden, linkerseits nicht auf die Leber stösst, weil dieses Organ zu der Zeit nicht so weit nach links hervorgewachsen ist, und sich deshalb lateralwärts von der Leber bis zur ventralen Bauchwand fortsetzt, während die von der rechten Lunge hervorgehende Falte von der Leber aufgehalten wird, weil diese sich mehr nach rechts ausgebreitet hat.

In dem Septum pericardiaco-pleuroperitonäale selbst habe ich keine Muskelfasern gefunden, es besteht ausschliesslich aus Bindegewebe, und ebenso scheint es mir auch, so viel ich wenigstens gesehen habe, dass keine Fasern von der innersten Lage der Bauchmusculatur sich an dem Rande des Septum inseriren. Vielmehr scheint mir dasselbe an seinem Rande direct in das Peritonäum überzugehen, und man könnte deshalb geneigt sein, dieses Septum als einen Theil des Bauchfelles zu beschreiben, der sich von der Bauchwand auf die Caudalfläche des Pericardium umschiägt, um diese Fläche zu bekleiden, ebenso wie es von Ecker für den Frosch beschrieben wird. Aber das Pericardium lässt sich so leicht von dem Septum abheben (sogar nur mit Hülfe von stumpfen Instrumenten), während sich das Bauchfell nur in kleinen Fetzen von der Bauchwand loslösen lässt,

Digitized by Google

dass es mir berechtigt erscheint, das Septum als eine selbständige Bildung zu beschreiben. Uebrigens ist es ja ganz gleichgültig, ob man dieser oder jener Betrachtungsweise huldigt, weil doch sowohl der ventrale Theil des Diaphragma als das auf der cranialen Fläche desselben ruhende Pericardium und das dessen Caudalfläche bekleidende Peritonäum sich aus dem sogenannten primären Diaphragma (Uskows ventralem Diaphragma) bildet. So viel ist jedenfalls sicher, dass der ventrale Theil der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle, oder die Scheidewand zwischen Pericardial- und Peritonäalhöhle, bei der Lacerta viridis vollständig ausgebildet ist, während die beiden dorsalen Theile, oder die Scheidewände zwischen den beiden Pleuralhöhlen und der Peritonäalhöhle, fehlen oder wenigstens nur ganz rudimentär sind; auch die Scheidewände zwischen der Pericardialhöhle und den Pleuralhöhlen, oder die Membranae pleuro-pericardiacae, sind bei der Lacerta vorhanden.

In der Litteratur habe ich nur wenige Angaben über das Zwerchfell, die Leber und die Lungen mit ihren Ligamenten bei den Eidechsen gefunden; ausser den Handbüchern der vergleichenden Anatomie von Wagner (1834—35), Nuhn (1886) und Wiedersheim (1886) und verschiedenen Lehrbüchern der Zoologie citire ich hier folgende Werke:

Dugès, Mémoires sur les espèces indigènes du genre Lacerta. *Annales des sciences naturelles.* 1829. XVI.

Brandt und Ratzeburg, *Medicinische Zoologie.* 1829.

Brotz und Wagenmann, *De amphibiorum hepate, liene ac pancreate observationes zootomicae.* 1838.

Leydig, *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier.* 1872.

Nachtrag. Die in letzter Nummer des *anatomischen Anzeigers* für 1888 erschienene Arbeit von F. Hochstetter über das Gekröse der hinteren Hohlvene, in welcher er zu denselben Resultaten kommt wie ich in Bezug auf den von mir sogenannten Recessus sup. sacci omenti, habe ich oben nicht citirt, weil das Manuskript zu diesem Aufsatze schon einige Zeit vorher an die Redaction *dieses Archivs* eingesandt war.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Taf. XXVI.)

c. = Cor.
c. l. p d. = Continuatio ligamenti pulmonalis dextri.
h. = Hepar.
h. d. = Lobulus dorsalis hepatis.
h. v. = Lobulus ventralis hepatis.
l. = Lien.
l. i. h. = Ligamentum intestino-hepaticum.
l. p. = Ligamentum pulmonale.
l. p. a. d. = Ligamentum pulmonale accessorium dextrum.
l. p. a. s. = Ligamentum pulmonale accessorium sinistrum.
l. s. h. = Ligamentum suspensorium hepatis.
l. s. h.$_1$ = Linker Flügel desselben.
l. s. h.$_2$ = Rechter Flügel desselben.
l. s. h. a. d. = Ligamentum suspensorium hepatis access. dextrum.
l. s. h. a. s. = Ligamentum suspensorium hepatis access. sinistrum.
msg. = Mesogastrium.
p. = Pulmo.
pc. = Pancreas.
p. c. W. = Plica corporis Wolffii.
r. s. s. o. = Recessus sup. sacci omenti.
s. per.-pl. p. = Septum pericardiaco-pleuroperitonaeale.
st. = Sternum.
t. = Testis.
v. = Ventriculus.
v. c. i. = Vena cava inferior.
v. c. i.$_1$ = Extrapericardialer Theil derselben.
v. f. = Vesica fellea.
* = Grenze zwischen dem pigmentirten und dem unpigmentirten Theile der Wand der Pleuroperitonäalhöhle.
** = Freier caudaler Rand des Lig. pulmonale sinistrum.
*** = Gefäss im Theilungswinkel des Lig. suspens. hepatis.

Fig. 1. Die von der ventralen Seite geöffnete Pleuroperitonaealhöhle einer Lacerta viridis; der Magen, der Darm und die Leber sind weggenommen. Die Pericardialhöhle ist nicht geöffnet, aber das Pericardium ist von der ventralen Leibeswand und dem Septum pericardiaco-pleuroperitonaeale lospraeparirt.

Fig. 2. Die von der ventralen Seite geöffnete Pericardialhöhle. Das Herz ist herausgenommen.

Figg. 3 und 4. Die von der bezw. rechten und linken Seite geöffnete Pleuroperitonaealhöhle mit sämmtlichen Organen.

Figg. 5 und 6. Die bezw. dorsale und ventrale Fläche der Leber.

Digitized by Google

Die Wirkung der Stimmritzenmuskeln.

Von

Prof. Hermann von Meyer.

Die Wirkung derjenigen Kehlkopfmuskeln, welche durch Bewegung der Giesskannenknorpel die Gestalt der Stimmritze bestimmen, ist stets noch Gegenstand der Controverse. Ich habe zwar in meiner Schrift: *Unsere Sprachwerkzeuge* u. s. w. (Leipzig, Brockhaus 1880) versucht von einem neuen Standpunkte aus diese Frage soweit zu lösen, als sie die Art der Bewegung betrifft, welche durch dieselben den Giesskannenknorpeln und somit der Stimmritze mitgetheilt wird. Es bleibt indessen darnach immer noch derjenige Theil der Frage zu erörtern, welcher die Beziehungen dieser Bewegungen zu der Stimmbildung angeht. Wenn ich es nun versuchen soll auch hierüber noch eine Meinung zu begründen, so wird es passend sein, zuerst in Kürze die leitenden Grundsätze noch einmal darzulegen, welche mir für die Beurtheilung der Bewegungen der Giesskannenknorpel maassgebend geworden sind.

Für's Erste konnte ich es nicht für angemessen erkennen das Stimmband in zwei Theile zu zerlegen, welche als ein Lig. thyreo-arytaenoideum und ein Lig. crico-arytaenoideum unterschieden zu werden pflegen. Ich musste vielmehr das ganze Stimmband als ein Einheitliches, als ein Lig. thyreo-cricoideum glotticum, auffassen, an dessen Seitenfläche die Cartilago arytaenoides mit dem inneren Rande ihrer Basis angeheftet ist. Diese Auffassung lässt sich unbedenklich im Interesse vereinfachter Darstellung festhalten, sei es, dass man die Stimmbänder, wie ich es thue, nur als die freien Ränder von zwei elastischen Platten ansieht, welche Theile eines Conus elasticus sind, der seinerseits Fortsetzung der elastischen Schichten der Luftröhre ist — oder, sei es, dass man sie nach der geläufigen ungenauen Beschreibung als zwei rundliche saitenartige Stränge hinstellt.

Digitized by Google

Für's Zweite konnte ich die Articulatio crico-arytaenoidea nicht als eine Gelenkbildung ansehen, welche durch die mathematische Gestalt ihrer Flächen maassgebend für die Bewegungen der Giesskannenknorpel werden kann. Die Flächen sind hierfür viel zu unbestimmt in ihrer Gestalt und gestatten viel zu vielseitige Bewegungen, welche sich nur mit Zwang auf bestimmte Achsen zurückführen lassen und theilweise mit aller Entschiedenheit den Charakter von Rutschbewegungen tragen. Es erscheint deswegen angemessen, diese Articulation überhaupt gar nicht als eine Gelenkbildung im eigentlichen Sinne anzusehen, sondern nur als eine **Rutschbahn** in dem Sinne wie die Articulation der Patella auf dem Femur.

Ferner musste ich es bei der Kleinheit der betreffenden Bewegungen für unmöglich erkennen, nur aus deren Grösse und Richtung die Gesetze zu ermitteln, nach welchen sie zu Stande kommen. Ich war deshalb genöthigt, eine andere Methode zu wählen, um diese Gesetze zu bestimmen. Diese Methode bestand aber darin, dass ich von den beiden oben angegebenen Gesichtspunkten ausgehend mir das Bild entwarf, welches entstehen musste, wenn die den Giesskannenknorpeln gegebene Bewegung ungehemmt bis dahin fortgesetzt würde, wo die mechanischen Gesetze eine weitere Bewegung unmöglich machen müssen. Dieser Abschluss der Bewegung musste aber dann gegeben sein, wenn die Richtung des Muskelzuges einen Punkt traf, welcher einer weiteren Bewegung absoluten Widerstand entgegenstellte — mit anderen Worten: wenn die mathematisch schematisirte Zugrichtung des Muskels (Verbindungslinie der Mitte des Ursprunges und der Mitte des Ansatzes) in ihrer Fortsetzung einen der Anheftungspunkte des Stimmbandes traf; — für den M. thyreo-arytaenoideus und den M. crico-arytaenoideus anterior ist dieses die Anheftung an dem Ringknorpel, — für den M. crico-arytaenoideus posterior diejenige an den Schildknorpel, — der M. arytaenoideus transversus hat wegen seiner Anheftung an beiden Giesskannenknorpeln etwas modificirte Gesetze, welche später ausgeführt werden sollen. — Man kann nicht unpassend diesen gedachten Grad der Bewegung, welcher ohne Rücksicht auf accidentelle Hemmungsursachen nur in den allgemeinen mechanischen Gesetzen der Bewegungsmöglichkeit seinen Schluss findet, als das **absolute Maximum der Bewegung** bezeichnen. Dieses absolute Maximum würde nach dem oben Gesagten für den M. thyreo-arytaenoideus dann erreicht sein, wenn die Mitte seines Ursprunges an dem Schildknorpel, die Mitte seines Ansatzes an dem Giesskannenknorpel und die Ringknorpelanheftung des Stimmbandes (oder des Lig. crico-arytaenoideum auct.) in eine gerade Linie fallen; — ebenso für den M. crico-arytaenoideus anterior, wenn in eine gerade Linie fallen die Mitte seines Ursprunges an dem Ringknorpel, der Processus muscularis des Giesskannenknorpels und die soeben angegebene An-

Digitized by Google

heftung des Stimmbandes — und für den M. crico-arytaenoideus posterior dann, wenn in das gleiche Verhältniss zu einander gebracht sein würde die Mitte seines Ursprunges an dem Ringknorpel, der Processus muscularis des Giesskannenknorpels und die Schildknorpelanheftung des Stimmbandes. — Jede wirklich erreichbare Stellung der Giesskannenknorpel muss dann in höherem oder geringerem Grade die Elemente der absoluten Maximalstellung in sich enthalten und somit wird die Normirung der absoluten Maximalstellung und die Berücksichtigung derjenigen Hemmnisse, welche sich der Erreichung derselben entgegenstellen, die geschehene Bewegung am Einfachsten und Richtigsten verstehen lassen.

Auch für das Verständniss der Wirkungsweise der Muskeln des Knochengerüstes kann diese Art, die Bewegungen zu analysiren, von Nutzen sein. Das absolute Maximum der Bewegung ist in diesen erreicht, wenn die mathematische Zuglinie des Muskels die Achse der Bewegung senkrecht durchschneidet und die ganze durch einen Muskel gegebene Bewegung zeigt das Bestreben zu dieser Maximalstellung zu führen. — Wirklich erreicht wird die Maximalstellung in der supinatorischen Rotationsbewegung des Radius durch den M. biceps brachii; — wahrscheinlich auch wird sie, wenn auch vielleicht nur annähernd, in der Kniebiegung erreicht, wenn das Femur senkrecht gegen die Rumpfaxe gestellt ist; — bei der Ellenbogenbeugung durch den M. brachialis internus wird die Anheftungsstelle dieses Muskels an dem Processus coronoides ulnae zuerst höher geführt als die Achse der Humerusrolle und dann der geraden Verbindungslinie zwischen der Mitte des Ursprunges des M. brachialis und der Ellenbogenachse möglichst genähert.

Für die genauere Durchführung dieses Gesetzes zur Erklärung der Wirkungsweise der Muskeln, welche die Giesskannenknorpel bewegen, sowie für erläuternde Zeichnungen muss ich auf meine oben angeführte Schrift (*Unsere Sprachwerkzeuge* u. s. w. S. 57—61) verweisen.

Berücksichtigen wir nun den Einfluss der Muskeln der Giesskannenknorpel auf die Stellung der Stimmbänder und somit auf Gestalt und Lage der Stimmritze etwas näher, so finden wir zuerst, dass durch dieselben zunächst nur zwei Hauptwirkungen hervorgebracht werden, nämlich Verengerung und Erweiterung der Stimmritze.[1] Erstere kommt den beiden von vorn her wirkenden Muskeln zu, dem M. thyreo-arytaenoideus und dem

[1] Zur Vermeidung von Unklarheit sei in dem Folgenden „Stimmritze" nur für die Glottis vocalis verwendet, — „Stimmbänder" für das ganze Lig. thyreo-cricoideum, — und „Glottis" für die ganze Spalte zwischen den Stimmbändern.

Digitized by Google

M. crico-arytaenoideus anterior — letztere den beiden von hinten her wirkenden, dem M. crico-arytaenoideus posterior und dem M. arytaenoideus transversus.

Dieses Verhältniss giebt wieder einen interessanten Hinweis darauf, wie einheitliche Muskelzüge durch Einschaltung eines Knochens (bezw. Knorpels) in antagonistische Elemente zerlegt werden können. Die vier fraglichen Muskeln stellen ja eigentlich zwei schlingenförmige Sphinkterenzüge dar, deren einer nach innen von dem Ringknorpel gelegen ist, während der andere sich an der äusseren Seite dieses Knorpels befindet. Durch die Einschaltung der Giesskannenknorpel werden aber diese beiden Züge in die antagonistischen Elemente zerlegt: M. thyreo-arytaenoideus und M. arytaenoideus transversus der innere, sowie M. crico-arytaenoideus anterior und posterior der äussere. — In gleicher Weise sind ja auch die Antagonisten M. serratus magnus und M. rhomboides eigentlich ein einheitlicher Zug, welcher nur durch Einschaltung des Schulterblattes in zwei Theile getrennt ist.

Von diesen beiden Hauptwirkungen haben wir ohne Zweifel die Verengerung als die zunächst functionell wichtige anzusehen, weil diese allein die Tonbildung ermöglicht. Welche Bedeutung die Erweiterung als solche haben könnte, vermögen wir nicht einzusehen; das Einzige, was von ihr gesagt werden kann, ist, dass dadurch der Zutritt der Luft in die Lungen erleichtert wird; für genügend leichten Zutritt in diese ist aber durch die dreieckige Gestalt der Glottis hinlänglich gesorgt und nur in dem allergrössten Lufthunger könnte eine solche Erweiterung von Interesse sein. — Es muss daher gerechtfertigt erscheinen zu untersuchen, ob nicht die Function der beiden Erweiterer in nähere Beziehung zu der Verengerung der Stimmritze oder besser gesagt: zu der Einstellung derselben für die Tonbildung gebracht werden dürfte.

Dass die beiden Muskeln M. thyreo-arytaenoideus und M. crico-arytaenoideus anterior die Einstellung der Stimmritze für die Tonbildung hervorbringen, ist unbestritten. Die oben angegebene Art der Analyse ihrer Wirkung belehrt uns nun auch nicht nur darüber, wie dieses zu Stande kommt, sondern auch noch darüber, mit welcher Kraftintensität dieses geschieht. Wir finden nämlich, dass die absolute Maximalwirkung eines jeden dieser beiden Muskeln, wenn sie nur einseitig (rechts oder links) gesucht wird, den Processus vocalis nicht nur der Mittelebene des Körpers nähert, sondern denselben auch noch weit über dieselbe hinaus in die andere Kehlkopfhälfte führt. Wir werden also hierdurch

Digitized by Google

darüber belehrt, dass die Wirkung dieser Muskeln sich nicht darauf beschränkt, den Processus vocalis bis zur Mittelebene und zur Berührung mit demjenigen der anderen Seite zu führen, sondern, dass vielmehr die beiden Processus vocales, wenn sie sich in Berührung begegnen, noch nicht das Ende ihrer Bewegungsmöglichkeit erreicht haben, also noch über einen gewissen Vorrath von Bewegungskraft (sit venia verbo) verfügen können. Mit diesem Ueberschuss an Kraft werden sich dann beide gegenseitig hemmend entgegentreten und dadurch die Möglichkeit eines sehr festen und innigen Schlusses gewähren, wie ein solcher z. B. in dem „Athemhalten" bei beträchtlicher allgemeiner Muskelanstrengung beobachtet wird. Es ist dasselbe Verhältniss wie dasjenige, welches sich zeigt, wenn beide Arme in kräftiger Adduction bis zur gegenseitigen Berührung der Handflächen geführt werden, hierbei vernichten sich auch die adductorischen Bewegungen der Hände gegenseitig und die Stärke des Druckes, mit welchem sie sich an einander schliessen, hängt dann von der Kraft der adductorischen Bewegung der Arme ab.

Soweit haben die bezeichneten beiden Muskeln eine übereinstimmende Wirkung, welche dahin geht, die Stimmritze für die Tonbildung einzustellen. Daneben haben aber beide auch noch einen beträchtlichen Unterschied in ihrer Wirkung. — Da der Ansatz des M. thyreo-arytaenoideus sich sehr verbreitert an der vorderen Fläche des Giesskannenknorpels nach oben erstreckt, so befindet sich auch der Mittelpunkt dieses Ansatzes in einer gewissen Höhe über dem Stimmband und daraus folgt, dass der Giesskannenknorpel nicht nur nach innen, sondern auch nach unten gezogen wird, wenn dieser Muskel sich contrahirt; dadurch wird aber natürlicher Weise auch der Processus vocalis und mit diesem die Stimmritze tiefer gestellt. — Diesem entgegengesetzt ist die Wirkung des M. crico-arytaenoideus anterior; der Zug dieses Muskels muss den ausserhalb des Ringknorpels liegenden Processus muscularis hinabziehen und dadurch den innerhalb des Ringknorpels liegenden Processus vocalis höher heben; mit diesem wird dann aber auch die Stimmritze höher gestellt. — Die durch den M. thyreo-arytaenoideus geschlossene Stimmritze muss also tiefer liegen als die Stimmbänder in ihrer Ruhelage, die durch den M. crico-arytaenoideus anterior geschlossene dagegen höher. Dieser Unterschied ist aber nur hinten stark ausgesprochen, nach vorn zu verwischt er sich allmählich wegen der unveränderlichen Lage der Schildknorpelanheftung des Stimmbandes. Eigentlich hat also die geschlossene Stimmritze in beiden Fällen eine schiefe Lage, indem sie in dem einen Falle nach hinten absteigt, in dem anderen aber nach hinten aufsteigt.

Es ist unverkennbar, dass dieses Verhältniss nicht ohne Einfluss auf den Ton bleiben kann, indem dadurch die Gestalt des keilförmigen Hohl-

Digitized by Google

raumes zwischen den beiden Stimmplatten verschieden gebildet wird. Für die tiefere Stellung muss geringere Höhe und schroffere Convergenz der Stimmplatten zu erkennen sein, für die höhere Stellung dagegen grössere Höhe und allmählichere Convergenz der Stimmplatten. Diese verschiedene Gestaltung des Raumes, welchen der austretende Luftstrom durchläuft, um dann durch die Stimmritze sich hindurchzudrängen, bedingt ja auch nothwendig Verschiedenheit in dem Charakter des Luftstromes während dessen Durchtritt durch die Stimmritze, und es ist zu erwarten, dass dieses sich auch durch Modification in Höhe und Stärke des Tones kundgiebt. — Vielleicht ist hierfür auch der Umstand nicht ohne Einfluss, dass die vibrirende Kante zwischen der keilförmigen Höhle (unterer Kehlkopfhöhle) und dem Ventriculns Morgagni bei der tieferen Stellung dünner und schärfer gezeichnet sein muss als bei der höheren Stellung.[1]

Ich kann dieses Thema nicht verlassen, ohne darauf aufmerksam zu machen, dass die tiefer gestellte Stimmritze auch kürzer und die höher gestellte länger zu sein scheint als die Stimmritze in der Ruhe. Bei der tieferen Stellung knicken sich nämlich die Stimmbänder gegen den vorderen Rand des Giesskannenknorpels ab und werden dadurch um den vor dem Processus vocalis liegenden Knickungswulst kürzer. Bei der höheren Stellung dagegen entfaltet sich das Stimmband mehr an dem gehobenen vorderen Rande des Giesskannenknorpels, über welchen sich dasselbe noch gegen die Spitze des Knorpels hin verbreitert. An einem Praeparate, an welchem die Stimmplatten und deren obere Ränder (die Stimmbänder) nebst den Giesskannenknorpeln sorgfältig ausgearbeitet sind, kann man wenigstens, wenn man die beiden Arten des Stimmritzenschlusses durch entsprechende Stellung der Giesskannenknorpel darstellt, diesen Unterschied in der Länge der Stimmritze sehr deutlich wahrnehmen.

An die Frage über die Art der Verengerung der Stimmritze reiht sich zunächst die Frage über die Wirkungsweise des M. arytaenoideus transversus und deren Bedeutung für den Stimmritzenschluss an. Ehe diese beantwortet werden kann, ist indessen zuerst noch ein anderer Punkt zu erörtern.

Bekanntlich besitzt die Glottis im ruhenden Zustande eine dreieckige Gestalt, welche dadurch hervorgebracht wird, dass das hintere Ende des oberen freien Randes des Conus elasticus in einer nicht unbeträchtlichen Breite (etwa $^1/_2$ ^{cm}) mit dem oberen Rande der Ringknorpelplatte verbunden ist. Die durch den freien Rand gebildete Spalte (Glottis) besitzt deswegen

---

[1] Vergl. darüber: *Unsere Sprachwerkzeuge.* S. 62.

Digitized by Google

in ihrem hinteren Theile die ganze Breite dieser Anheftung und verengert sich allmählich gegen vorn, wo dann an dem Schildknorpel die beiden Stimmbänder sich unmittelbar neben einander ansetzen. — Dass bei dieser gegenseitigen Lage der beiden Stimmbänder es eine vollständige Unmöglichkeit ist, sie ihrer ganzen Länge nach in die für die Tonbildung nothwendige gegenseitige Näherung zu bringen, ist selbstverständlich und es ist auch bekannt, dass hierzu nur der vor den Giesskannenknorpeln gelegene Theil gerade durch seine Verbindung mit diesen Knorpeln geeignet ist, daher denn auch in der geläufigen Terminologie dieser Theil der Stimmbänder allein als „Stimmbänder" aufgefasst und bezeichnet zu werden pflegte. Der Verschluss des entsprechenden Theiles der Glottis kommt bekanntlich dadurch zu Stande, dass durch die oben besprochene Muskelthätigkeit die Processus vocales der beiden Giesskannenknorpel einander genähert werden. Ist dieses geschehen, dann bleiben die hinteren Theile der Stimmbänder, d. h. die den Giesskannenknorpeln anliegenden Theile und die Ligamenta crico-arytaenoidea auct. ungenähert und umgeben gemeinschaftlich mit dem mittleren Theile der Ringknorpelplatte eine rundliche, nach vorn zugespitzte Oeffnung, welche man gegenüber der Pars vocalis glottidis als Pars respiratoria glottidis (gewöhnlich: glottis respiratoria) zu unterscheiden pflegt — eine sehr unpassende Bezeichnung, weil sie die falsche Meinung zu wecken im Stande ist, als ob dieser Theil der Glottis allein als Athmungsweg diene. — Ist die Stimmritze (glottis vocalis) geschlossen, so ist nach dem oben Besprochenen diese „glottis respiratoria" nothwendiger Weise offen und bietet der Luft eine bequeme Austrittsstelle. Unter solchen Verhältnissen würde, wenn kein Hinderniss dafür entgegenstände, der austretende Luftstrom nothwendiger Weise die freiere Bahn der Glottis respiratoria wählen, statt sich durch die enge Spalte der Glottis vocalis hindurchzuzwängen. Hieraus geht aber hervor, dass, wenn der Luftstrom genöthigt sein soll, diesen letzteren Weg zu wählen, für die Glottis respiratoria eine absolute Schliessung gegeben sein muss. Für eine solche dienen nun ebenfalls die Giesskannenknorpel. — Um einzusehen, wie dieses möglich ist, hat man sich zu vergegenwärtigen, dass die innere Oberfläche dieses Knorpels die Gestalt eines rechtwinkeligen Dreieckes besitzt. Mit der kürzeren Kathete steht dieses Dreieck in dem Stimmband — die längere Kathete bildet den hinteren Rand der inneren Fläche und die Hypothenuse den vorderen Rand derselben. Die hinteren Ränder beider Giesskannenknorpel sind ihrer ganzen Höhe nach durch die Fortsetzung der Trachealschleimhaut mit einander verbunden, welche Schleimhautplatte erst auf der Höhe der oberen Spitzen der Giesskannenknorpel mit einem scharf abgeknickten Rande in die Schleimhaut des Schlundkopfes übergeht. In der durch diese beiden

Digitized by Google

Schleimhautplatten gebildeten Falte liegt dann der M. arytaenoideus transversus, die hinteren äusseren Flächen beider Giesskannenknorpel mit einander verbindend.

Durch dieses Verhältniss wird eine sehr scharfe Trennung der oberen Kehlkopfhöhle in zwei sehr bestimmt charakterisirte Theile gegeben. — Der grössere vordere Theil steht in unmittelbarer Continuität mit der Glottis vocalis, und bezeichnend für ihn sind die Ventriculi Morgagnii, welche die Pars vocalis der Stimmbänder erst zu ihrer besonderen Function befähigen, indem sie durch ihr seitliches Ausweichen die zur Vibration geeigneten scharfen Kanten erzeugen; im Uebrigen ist dieser Raum eine ziemlich weite Höhle, welche, vorn von dem Kehldeckel, hinten von dem vorderen Rande der Giesskannenknorpel begrenzt, sich durch die Plicae ary-epiglotticae von dem Schlundkopfe abtrennt. — Der kleinere hintere Theil steht in unmittelbarer Continuität mit der Glottis respiratoria und ist charakterisirt durch seine starren von den Giesskannenknorpeln gebildeten Seitenwände; er besitzt eine pyramidale Gestalt, deren Basis durch die Ränder der Glottis respiratoria gegeben ist und deren Spitze zwischen den oberen Spitzen der Giesskannenknorpel (genauer: zwischen den Santorini'schen Knorpeln) gelegen ist. Man kann an diesem Raume drei Wände unterscheiden, nämlich die beiden seitlichen durch die Giesskannenknorpel gebildeten und die hintere, welche durch den M. arytaenoideus transversus gegeben ist. — In dem Ruhezustande tritt die Trennung dieser beiden Räume nicht scharf hervor, ist aber in dem Augenblicke auf das Bestimmteste ausgesprochen, in welchem die Glottis vocalis geschlossen ist; tritt ja auch hierdurch überhaupt der Unterschied zwischen den beiden Theilen der Glottis in erkennbarer Weise in die Erscheinung. Die Drehbewegung nach innen, welche bei der Schliessung der Stimmritze dem Giesskannenknorpel gegeben wird, erzeugt nämlich nicht nur eine Berührung der beiden Processus vocales, sondern auch eine solche der ganzen vorderen Ränder der bezeichneten Knorpel bis zu deren Spitze und bedingt dadurch einen vollständigen Abschluss dieses hinteren Theiles der oberen Kehlkopfhöhle gegen deren vorderen Theil; zugleich erhält dadurch der hintere Theil erst die ihm oben beigemessene pyramidale Gestalt in ausgesprochener Weise.

Durch diesen Abschluss bleibt die ganze Weite der Oeffnung des Kehlkopfes in den Schlundkopf dem tönenden Luftstrome zur Verfügung, während über der Glottis respinatoria ein ganz geschlossenes pyramidenförmiges Divertikel in offener Verbindung mit dem Hohlraume der Trachea bleibt. Der feste Schluss dieses Divertikels wird durch die genaue Berührung der Schleimhaut beider Seiten an den vorderen Rändern der Giesskannenknorpel bedingt und wird namentlich an dessen Spitze, welche in der directen

Digitized by Google

Linie des Luftstromes liegt, durch den federnden Verschluss gesichert, welchen die nach innen gekrümmten Santorini'schen Knorpel gewähren.

Wenn der ausgeathmete Luftstrom durch die Glottis streicht, so findet er schon bei dem ruhigsten und zwanglosesten Athmen in dieser einen Widerstand, weil seine Bahn sich hier beträchtlich verengert; er steht deshalb innerhalb der Trachea nothwendiger Weise unter einem erhöhten Druck, welchen Valentin für das leichte Ausathmen zu 60 mm Wasser bestimmt hat. Bei der Einstellung der Stimmritze für die Tonbildung ist begreiflicher Weise wegen grösserer Enge der Austrittsspalte der Widerstand und mit diesem der Druck, unter welchem die Luftsäule in der Trachea steht, viel beträchtlicher. Cagniard Latour hat diesen Druck für die gewöhnliche Singstimme auf 100—120 mm Wasser bestimmt und für lautes Rufen auf 945 mm Wasser. Nach Valentin soll sich der Druck bei „erzwungenem" Ausathmen kräftiger Individuen bis auf 4564 mm Wasser steigern können. — Lange fortgesetzter und gelegentlich erhöhter Druck des Inhaltes eines Rohres oder Divertikels bleibt aber nicht ohne Einfluss auf die Wandung desselben, wie man an senilen Arterien, an varicosen Venen, an den Ureteren bei Stricturen der Urethra u. s. w. häufig genug zu sehen Gelegenheit hat. Es ist ferner auch ein Erfahrungsgesetz, den z. B. die Blase bei vorhandenen Stricturen lehrt, dass von allen weichen Geweben nur die Muskelsubstanz im Stande ist, einer ausdehnenden Wirkung dieser Art auf die Dauer zu widerstehen. Von diesem Standpunkte aus haben wir das Vorhandensein der kräftigen Muskelschicht in der hinteren Wand der Trachea zu beurtheilen. — Ist nun schon in der Luftsäule der Trachea bei Schluss der Stimmritze der Druck ein ziemlich beträchtlicher, so muss derselbe in dem über der Glottis respiratoria stehenden Divertikel noch beträchtlicher sein, weil dieses in der geraden Richtung des trachealen Luftstromes gelegen ist und demselben einen absoluten Abschluss entgegenstellt. Hier ist also eine besonders starke Sicherung nothwendig einerseits gegen die Erweiterung durch den Seitendruck der gedrängten Luftmasse und andererseits gegen das Sprengen des Verschlusses des Divertikels. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass der ersteren dieser beiden Aufgaben der M. arytaenoideus transversus entspricht, welcher den einzigen weichen Theil der Wandung jenes Divertikels darstellt und in seiner Anordnung die entschiedenste Aehnlichkeit mit der Muskelwand an der hinteren Seite der Trachea erkennen lässt; — die zweite Aufgabe wird gelöst durch den Widerstand, welchen der M. thyreo-arytaenoideus durch seine Contraction gewährt und durch denjenigen Theil der Wirkung des M. arytaenoideus transversus, welcher die beiden Giesskannenknorpel einander nähert.

Digitized by Google

Der zweite Theil der Wirkung des M. arytaenoideus transversus kann erst gewürdigt werden, wenn die Bedeutung des M. crico-arytaenoideus posterior besprochen sein wird; und es wird sich dann auch herausstellen, dass ein Widerspruch darin nicht liegt, dass der M. arytaenoideus transversus einerseits als Näherer der Giesskannenknorpel und andererseits als Erweiterer der Stimmritze bezeichnet wird.

Der M. crico-arytaenoideus posterior ist ein entschiedener Erweiterer der Glottis; er giebt derselben die grösste Weite, deren sie fähig ist und stellt sie dabei möglichst hoch. Es wurde oben schon darauf aufmerksam gemacht, dass ein solches Klaffen der Glottis wohl kaum eine Bedeutung für den Athmungsprocess haben kann; und in dieser Erkenntniss dürfen wir eine Aufforderung dazu finden, nach einer anderen Bedeutung der Wirkung dieses Muskels zu suchen. Eine solche dürfte sich aber wohl auf dem folgenden Wege ermitteln lassen.

In der Wirkungsweise der Muskeln spielt der Antagonismus eine grosse Rolle. Es genügt nicht in demselben nur die Thatsache des Gegensatzes in der Wirkung zweier antagonistischer Muskeln zu erkennen; wir müssen uns auch vergegenwärtigen, dass zwei in dieser Weise einander sich gegenüberstehende Muskeln sich gegenseitig beeinflussen, indem sie theils sich zu einer gemeinsamen Wirkung als Resultirender der Einzelwirkungen vereinigen können, theils auch gegenseitig ihre Wirkung modificiren können.

In ersterer Beziehung ist daran zu erinnern, dass im Ruhezustande die Haltung eines Gelenkes, soweit nicht andere Einflüsse, wie z. B. die Schwere, sich geltend machen, nur durch die Resultirende des Tonus der dasselbe bewegenden Antagonisten bestimmt wird, sodass dadurch eine Mittellage des Gelenkes erzeugt wird, aus welcher beide Muskeln ihre Thätigkeit können geltend machen. Sind beide Muskeln gleich stark, so ist die durch sie erzeugte Mittellage der Art, dass die Excursionsmöglichkeit des Gelenkes in dem Sinne der Wirkung beider Muskeln gleich gross ist; — hat indessen der eine Muskel in Folge grösserer Uebung einen kräftigeren Tonus, dann ist die Mittellage des Gelenkes mehr in dem Sinne seiner Wirkung und daher die Excursionsmöglichkeit des Gelenkes nach seiner Seite hin eine geringere; — ist aber der eine der beiden Muskeln gelähmt, so ist die Mittellage ganz in dem Sinne der Wirkung des Antagonisten und die Excursionsmöglichkeit des Gelenkes nach dessen Seite hin vollständig vernichtet; man spricht dann von „Contracturen“ solcher Muskeln; statt anderer complicirterer Beispiele sei hier nur an die Haltung

Digitized by Google

des Gesichtes bei einseitiger Apoplexie erinnert, in welcher alle Muskeln der nicht gelähmten Seite „contrahirt" erscheinen.

Andererseits ist aber auch zu berücksichtigen, dass, wenn einer der Antagonisten wirkt, derselbe dabei stets den Tonus des Anderen zu überwinden hat, wodurch eine gewisse Regelung und Sicherheit in seine Bewegung gebracht wird; insbesondere ermöglicht dieser Widerstand des Antagonisten, eventuell auch dessen thätige Gegenwirkung, ein sehr genaues Einstellen auf einen bestimmten Grad der Wirkung, indem der Antagonist auf eine oder die andere Weise sozusagen eine Ueberstürzung in der Wirkung des thätigen Muskels verhindert oder ein etwaiges Zuviel sogleich wieder rückgängig machen kann. Eine tägliche Erfahrung ist im Stande dieses Verhalten zu erläutern: Wenn wir einen beliebigen Gegenstand z. B. auf der Fläche des Tisches sorgfältig verschieben wollen, so pflegen wir dieses nicht so auszuführen, dass wir ihm mit einer Hand die Bewegung in der gewünschten Richtung geben, sondern wir legen zugleich von der anderen Seite her antagonistisch die andere Hand an den Gegenstand an, wodurch wir den Vortheil erreichen, dass einerseits durch diesen Widerstand mehr Stetigkeit in die Bewegung der schiebenden Hand gebracht wird und dass andererseits durch die antagonistisch gestellte Hand genaue Controlle über den Grad der Bewegung geübt wird. So giebt also auch in einem Gelenke der Widerstand des Antagonisten mehr Stetigkeit und Sicherheit und übt durch die Wahrnehmung seiner Anspannung Controlle über den Grad der ausgeführten Bewegung.

In einem solchen antagonistischen Verhältniss stehen nun aber die beiden M. crico-arytaenoidei, der anterior und der posterior zu einander. Der erstere ist der für die Tonerzeugung wichtigere, weil er die Stimmritze einstellt; von dem letzteren lässt sich in der Bewegung, welche er dem Giesskannenknorpel mittheilt, weder für den Athmungsmechanismus noch für die Tonbildung ein wichtiger Einfluss erkennen und doch kann dieser Muskel nicht bedeutungslos sein. Sollte es unter diesen Verhältnissen und mit Berücksichtigung des oben über den Werth eines Antagonisten für die Wirkungsweise eines Muskels Entwickelten nicht gerechtfertigt erscheinen, die Bedeutung des M. crico-arytaenoideus posterior nur darin zu erkennen, dass er Antagonist des M. crico-arytaenoideus anterior und damit ein Regulator für dessen Thätigkeit ist?

Diese Auffassung, so paradox sie in dem ersten Augenblicke erscheint, wird indessen sich doch zusagender erweisen, wenn wir uns vergegenwärtigen, wie die Verhältnisse sich gestalten müssten, wenn der M. crico-arytaenoideus posterior gar nicht vorhanden wäre. In diesem Falle würde dann die Ruhestellung des Stimmbandes nur von dem M. crico-arytaenoideus anterior abhängig sein und die Folge hiervon wäre eine beständige

Digitized by Google

Schlussstellung der Stimmritze. Sollte aber selbst dieses nicht der Fall sein — man könnte etwa denken, dass die elastische Gegenspannung des Stimmbandes es verhindere — so würde die schliessende Thätigkeit des M. crico-arytaenoideus anterior der Stetigkeit und Sicherheit für feinere Einstellung entbehren, welche ihm nur die Mitwirkung eines Antagonisten zu geben im Stande ist.

Es wird nach dem Gesagten als gerechtfertigt erscheinen, wenn man die Bedeutung des M. crico-arytaenoideus posterior darin erkennt, dass er regulirender Antagonist des M. crico-arytaenoideus anterior ist und als solcher einerseits die Bewegungen der Giesskannenknorpel mit mehr Stetigkeit und Sicherheit geschehen lässt und andererseits die geöffnete Ruhestellung der Stimmritze verbürgen hilft.

Wenden wir uns nach diesem wieder zu dem M. arytaenoideus transversus, für welchen wir schon oben die Bedeutung erkannt haben, dass er den nöthigen Widerstand leistet gegen die ausdehnende Kraft des Luftdruckes in dem über der Glottis respiratoria befindlichen Divertikel des Luftröhrenraumes — so können wir unschwer erkennen, dass er zu dem M. thyreo-arytaenoideus in einem ähnlichen antagonistischen Verhältniss steht wie der M. crico-arytaenoideus posterior zu dem M. crico-arytaenoideus anterior, indem er diesem Schliesser der Stimmritze als Eröffner derselben entgegensteht.

Der M. arytaenoideus transversus verbindet die hinteren äusseren Flächen der Giesskannenknorpel-Pyramiden mit einander und muss diese deshalb in seiner Contraction einander nähern. Darum ist er aber noch nicht Verengerer der Stimmritze, sondern für's Erste nur Verengerer des Raumes über der Glottis respiratoria; dagegen ist er für die Stimmritze ein Erweiterer, wie aus dem Folgenden leicht zu erkennen ist.

Die hinteren äusseren Flächen der Giesskannenknorpel divergiren sehr stark nach hinten und aussen; die hinteren Fasern des recht kräftigen M. arytaenoideus transversus müssen also nothwendig länger sein als die vorderen und wenn für alle Fasern dieses Muskels ein gleicher relativer Grad der Verkürzung durch die Zusammenziehung sich geltend macht, so muss der absolute Ausschlag der Bewegung für die hinteren Fasern ein stärkerer sein als für die vorderen, d. h. die dem Processus muscularis entsprechende Kante des Giesskannenknorpels muss der gleichen Kante des anderen Knorpels mehr genähert werden, als die hinteren Kanten der inneren Flächen beider Knorpel sich einander nähern. Einem jeden der beiden Knorpel muss also gleichzeitig mit der gegenseitigen Näherung beider eine

Digitized by Google

rotirende Bewegung um eine senkrechte Axe mitgetheilt werden, durch welche die Processus vocales von einander entfernt werden, die Stimmritze somit eröffnet wird. Abgesehen von diesem Verhältniss besteht aber auch noch eine andere vielleicht noch wirksamere Ursache einer solchen Rotation der beiden Giesskannenknorpel. Durch die Näherung der beiden Knorpel wird nämlich sehr bald eine Anspannung des sogenannten Lig. crico-arytaenoideum erzeugt und damit das untere Ende der hinteren Kante des Giesskannenknorpels festgestellt; — in der weiteren Wirkung des M. arytaenoideus transversus bleibt nun dieser Punkt ruhend, während die Proc. musculares und die diesen entsprechenden Kanten der Giesskannenknorpel sich noch mehr einander nähern, wodurch dann die Processus vocales von einander entfernt werden. — Zu gleicher Zeit können, da der untere Punkt der hinteren Kante festgestellt ist, die beweglicher bleibenden oberen Theile der Giesskannenknorpel einander mehr genähert und dadurch die Processus vocales tiefer gestellt werden.

Es stellt sich also hiermit zwischen dem M. thyreo-arytaenoideus und dem M. arytaenoideus transversus dasselbe Verhältniss her, welches oben für die beiden M. crico-arytaenoidei erkannt worden ist. Wie die letzteren Muskeln in Bezug auf Höherstellung der Stimmritze eine Synergie, in allen anderen Beziehungen aber einen Antagonismus zeigen, — so zeigen die erstgenannten Muskeln in Bezug auf die Tieferstellung der Stimmritze eine Synergie, in allen anderen Beziehungen aber einen Antagonismus.

Man ist deshalb berechtigt, dem M. arytaenoideus transversus gegenüber dem M. thyreo-arytaenoideus dieselbe regulirende Bedeutung für Stetigkeit und Sicherheit bei der Einstellung der Stimmritze und für Ruhestellung der Glottis beizumessen, wie eine solche nach dem früher Entwickelten dem M. crico-arytaenoideus posterior und M. crico-arytaenoideus anterior gegenüber zukommt.

Noch ist auf einen weiteren Punkt in Bezug auf die Zusammenwirkung der Muskeln, welche die Giesskannenknorpel bewegen, aufmerksam zu machen.

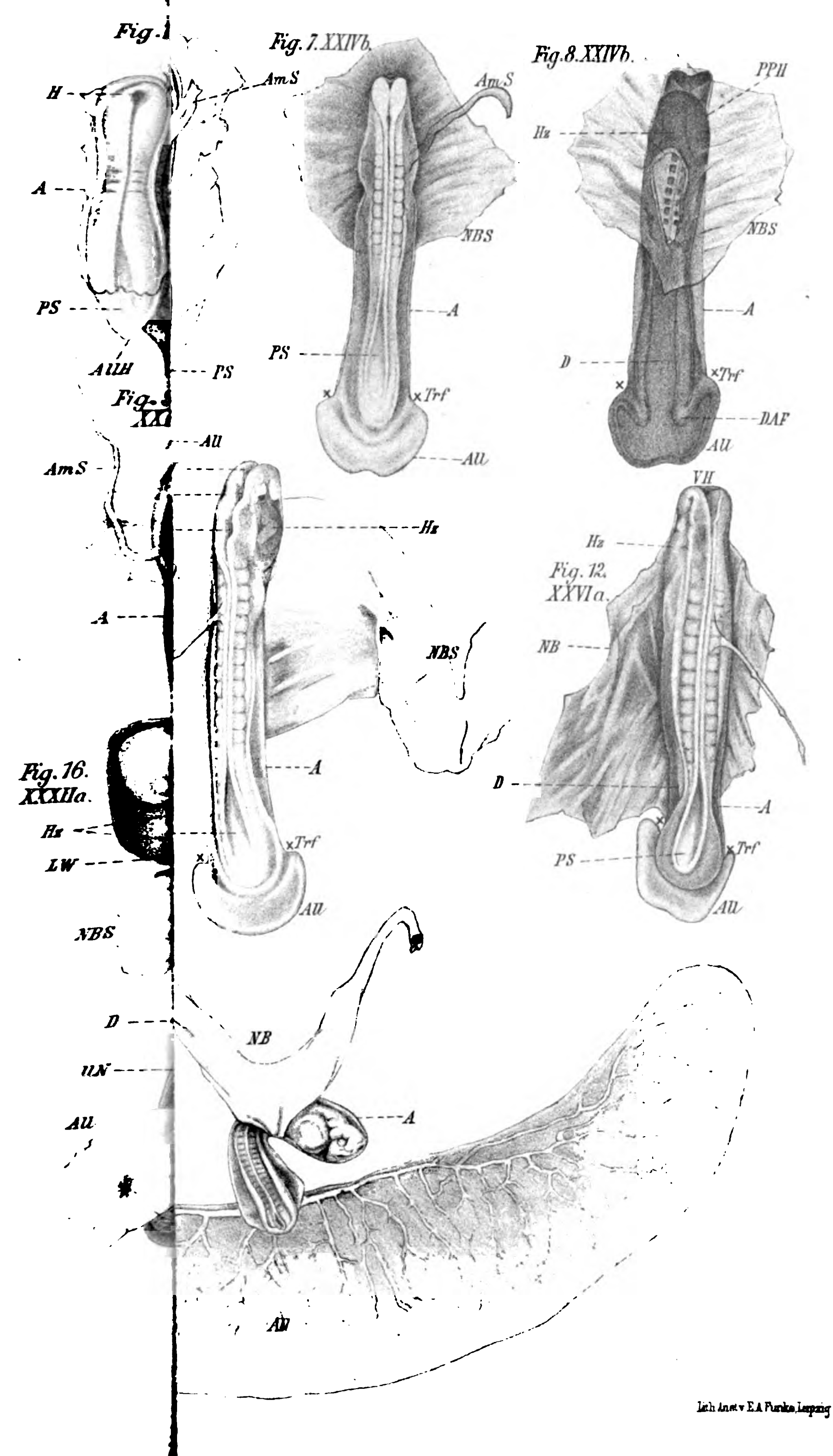
Indem das eine der besprochenen Muskelpaare eine Synergie für Höherstellung der Stimmritze zeigt, und das andere eine solche für Tieferstellung der Stimmritze, so treten beide Muskelpaare unter sich wieder in ein antagonistisches Verhältniss, welches ohne Zweifel nicht ohne Bedeutung für die Ruhehaltung der Stimmritze und für Einstellung derselben wird. — Für's Erste wird dieser Antagonismus durch seine Resultirende die horizontale geradlinige Ruhelage der Stimmbänder verbürgen, und ferner kann derselbe auch für die Tonbildung, namentlich für deren

Digitized by Google

feinere Modulation von Wichtigkeit werden. Wenn nämlich wirklich, woran nicht zu zweifeln, die höhere oder tiefere Lage der Stimmritze für die Tonbildung von Wichtigkeit ist, so wird dafür der Grad der Höher- oder Tieferstellung von eben so vielem Interesse sein, wie der Grad der Näherung der Stimmbänder und es wird in Bezug auf Stetigkeit und Sicherheit der Einstellung auf eine gewisse Höhe der Antagonismus der beiden Muskelpaare den gleichen Werth haben, welchen der Antagonismus der beiden Elemente eines jeden der beiden Muskelpaare innerhalb dieser für den Verschluss der Stimmritze besitzt, — und wir dürfen nach diesem schliessen, dass für eine jede feinere Einstellung für Tonbildung, wie sie z. B. bei dem Gesang nothwendig ist, alle vier oder vielmehr alle sieben Kehlkopfmuskeln gemeinsam arbeiten müssen, ungerechnet die spannende Thätigkeit des M. crico-thyreoideus.

Zürich, im Mai 1889.

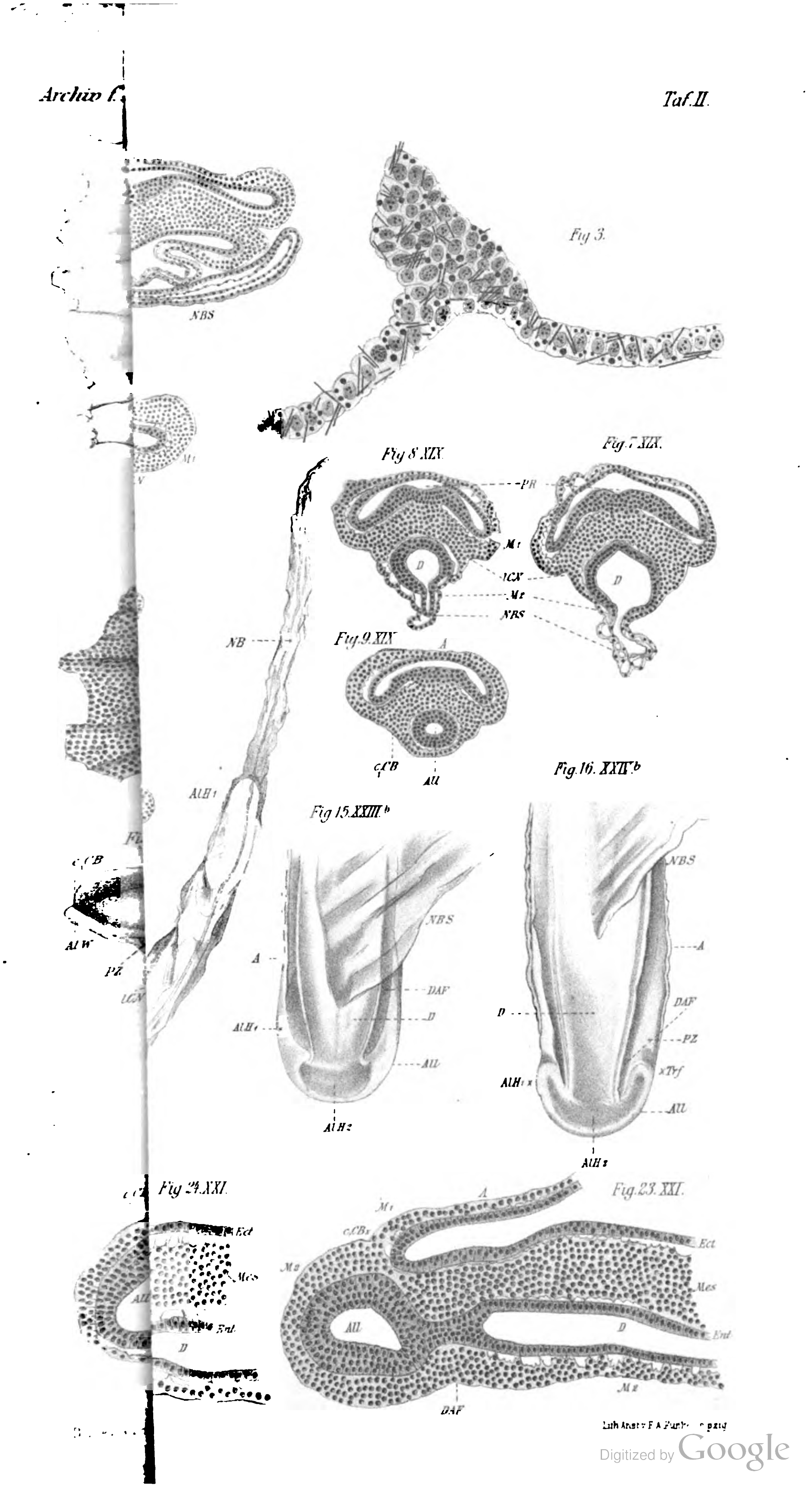
Digitized by Google



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google



Lith Anst v F A Funke Leipzig

Digitized by Google

Fig. 1.

AlH

Fig. 17. XXI.

PPH

PH

M_1

Ent

M_2

Fig. 2.

AlH_1

Ect

Fig. 18. XXI.

M_1

PH

PPH

M_1

M_2

Ent

Fig. 3. XX

AlH_1

En

Fig. 19. XXI.

M_1

Ect

Ect

PH

Ect

Fig. 4. XX

PPH

M_1

M_2

Ent

En

Fig. 20. XXI.

Ect

Fig. 5. X

US

US

Ent

Am W

H

Fig. 15. XXII.

M_1

Fig. 6. XXIV

Ect

Ent

Mes

Am W

Fig. 21. XXII.

A

PH

MF

KF

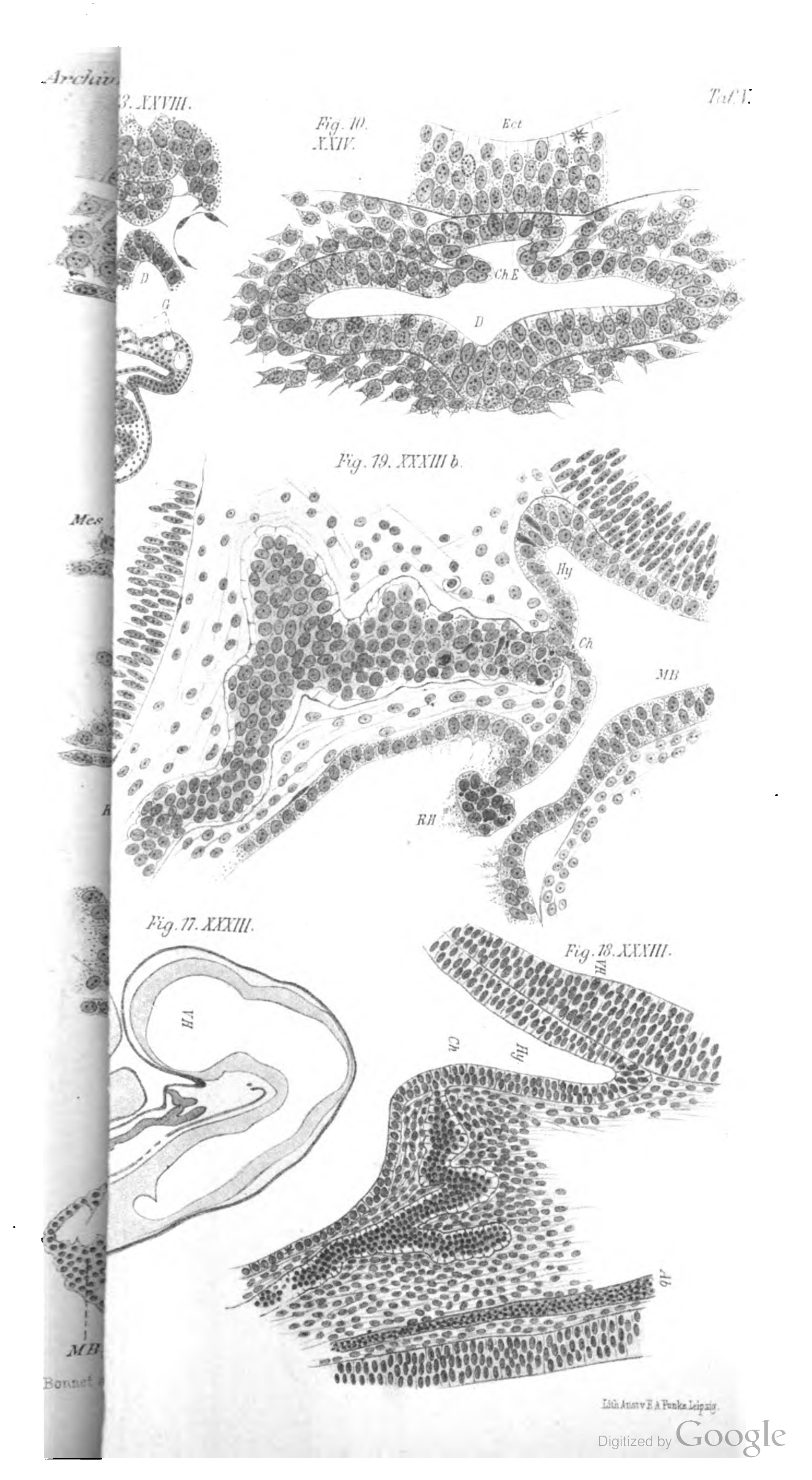
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

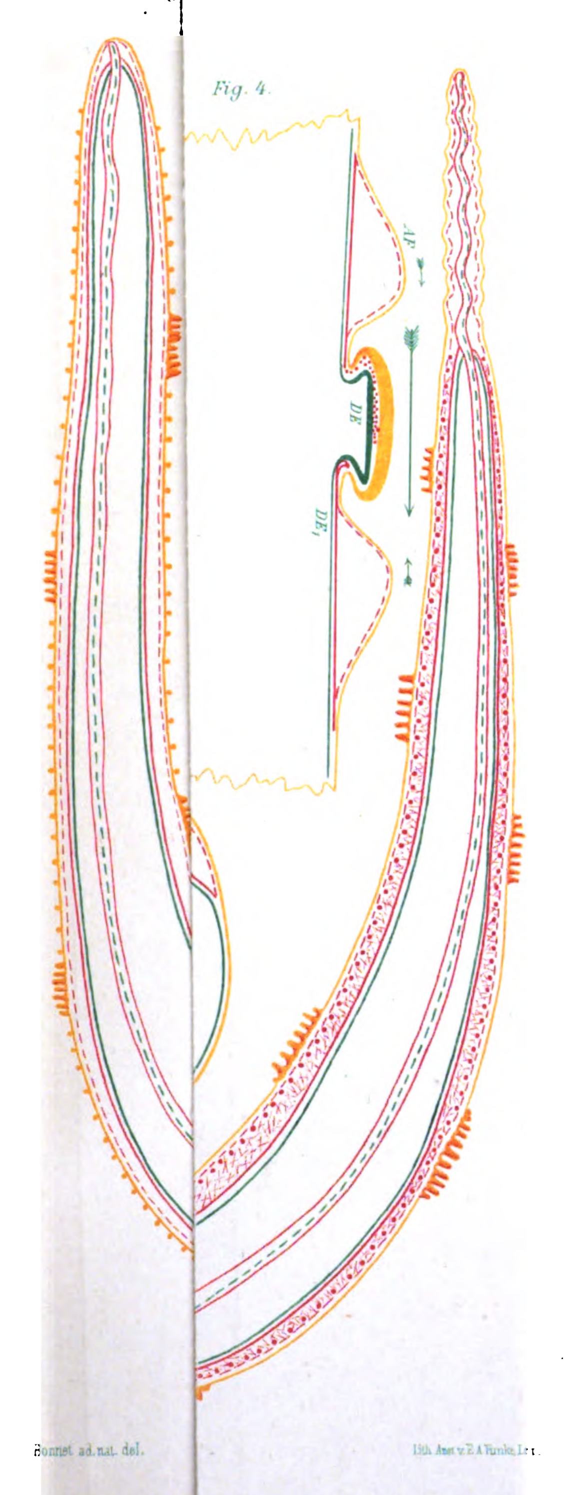
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google



Bonnet ad. nat. del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 3

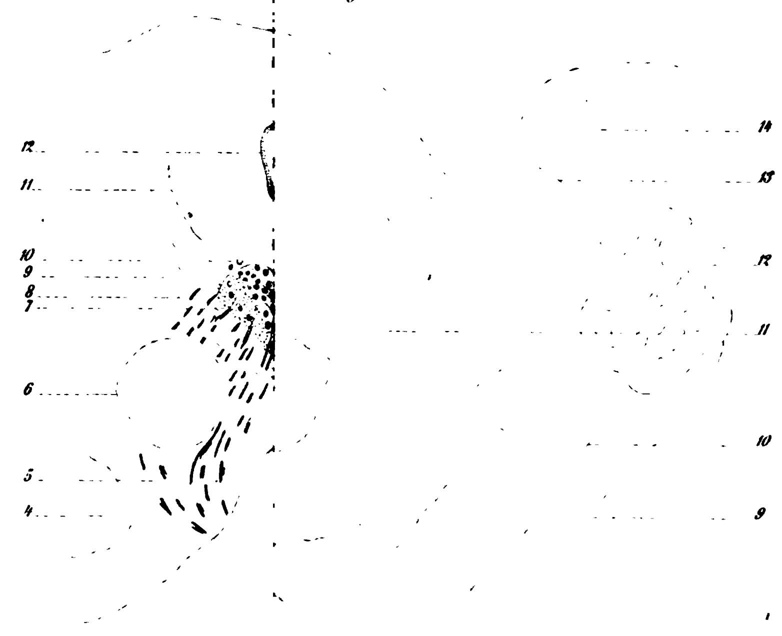


Fig. 4.



Digitized by Google

Digitized by Google

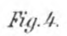
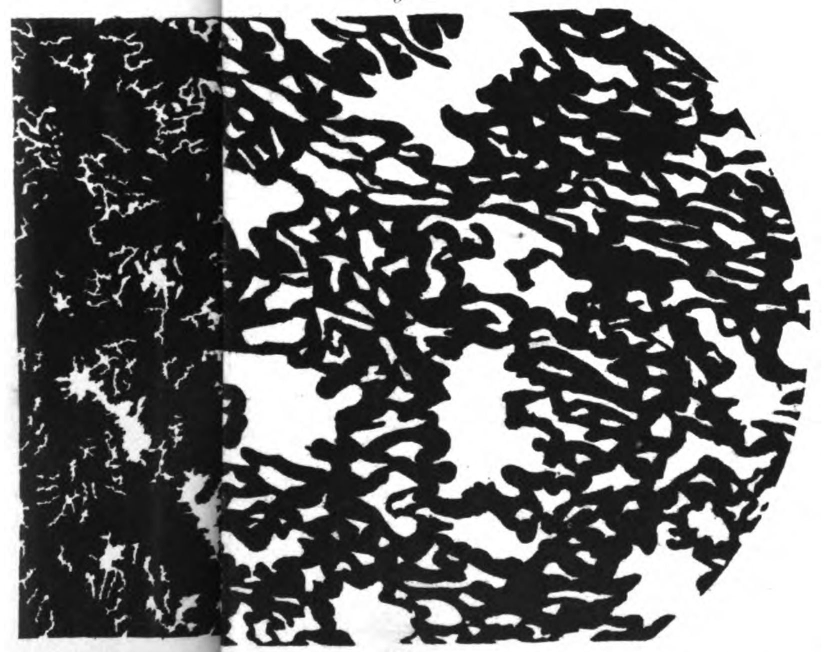


Fig. 4.



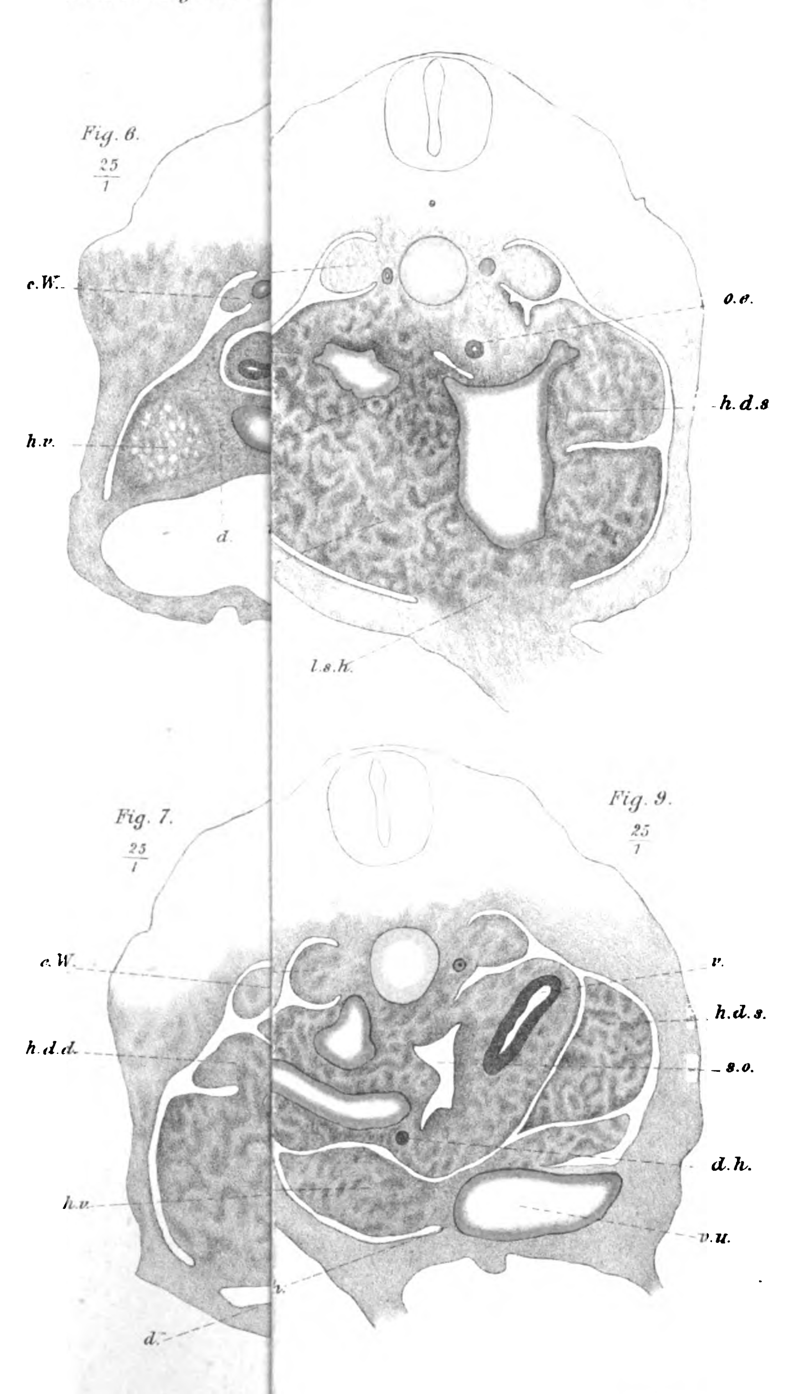
Fig. 5.



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

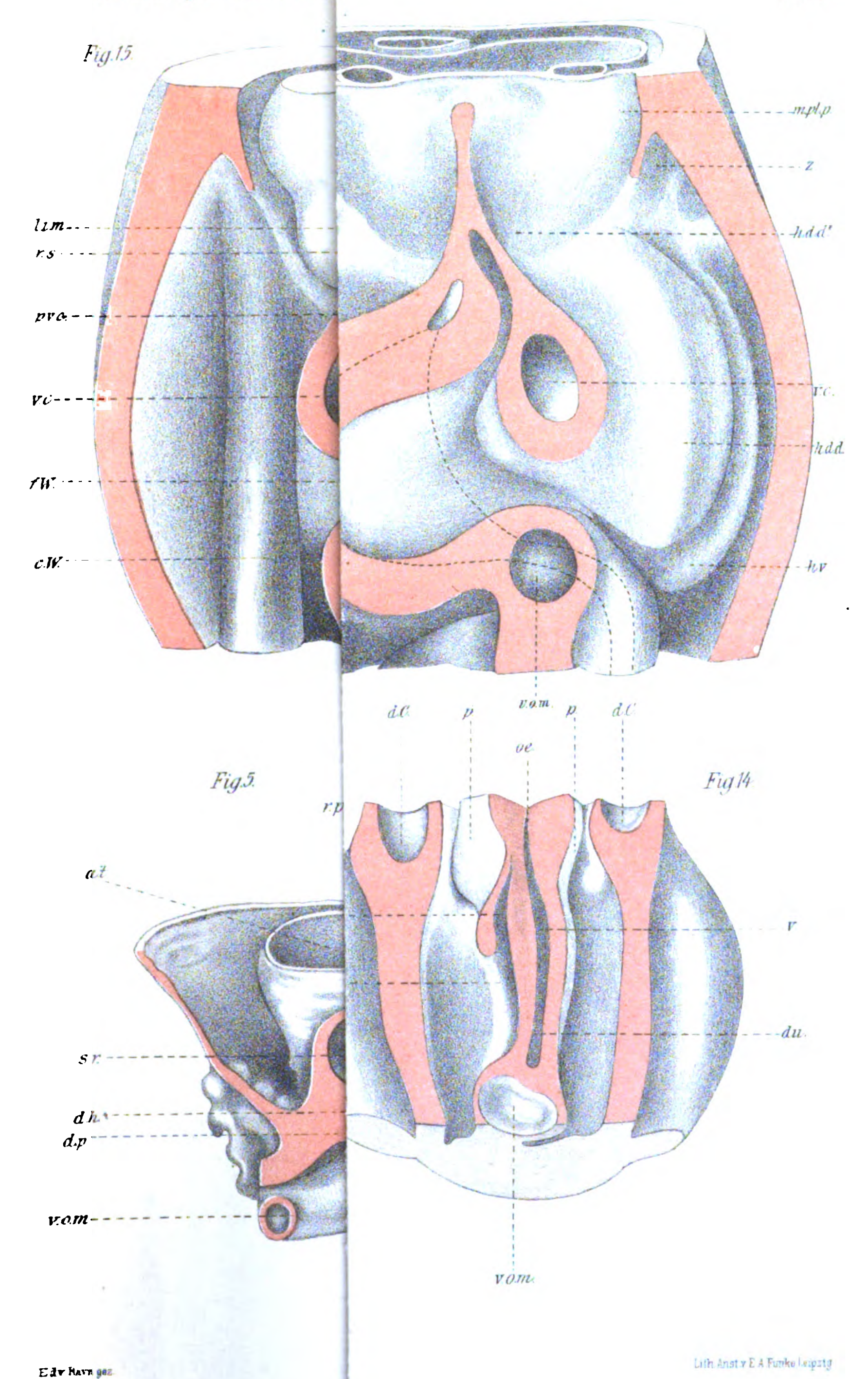
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

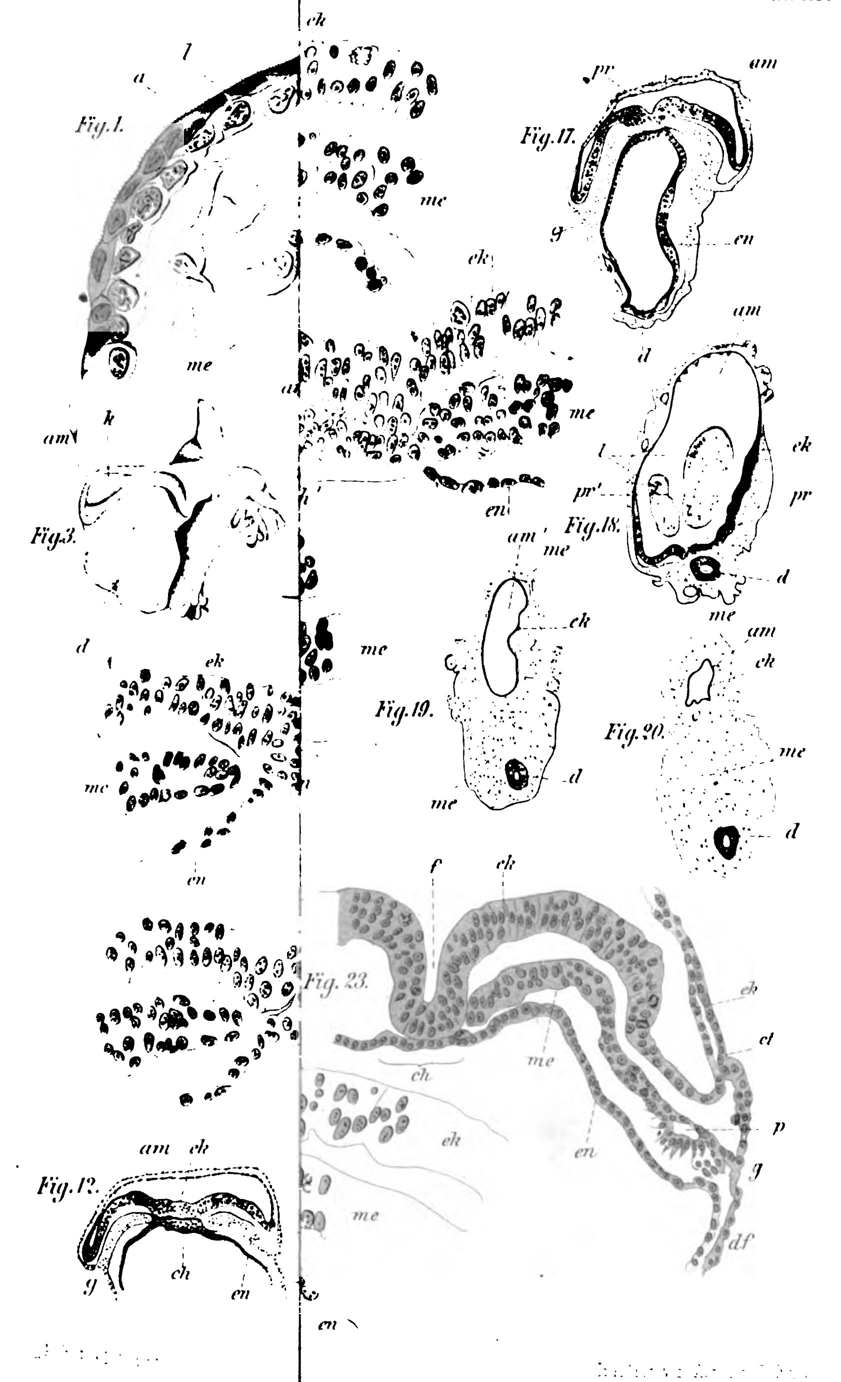
Digitized by Google



Edw. Hahn gez.
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

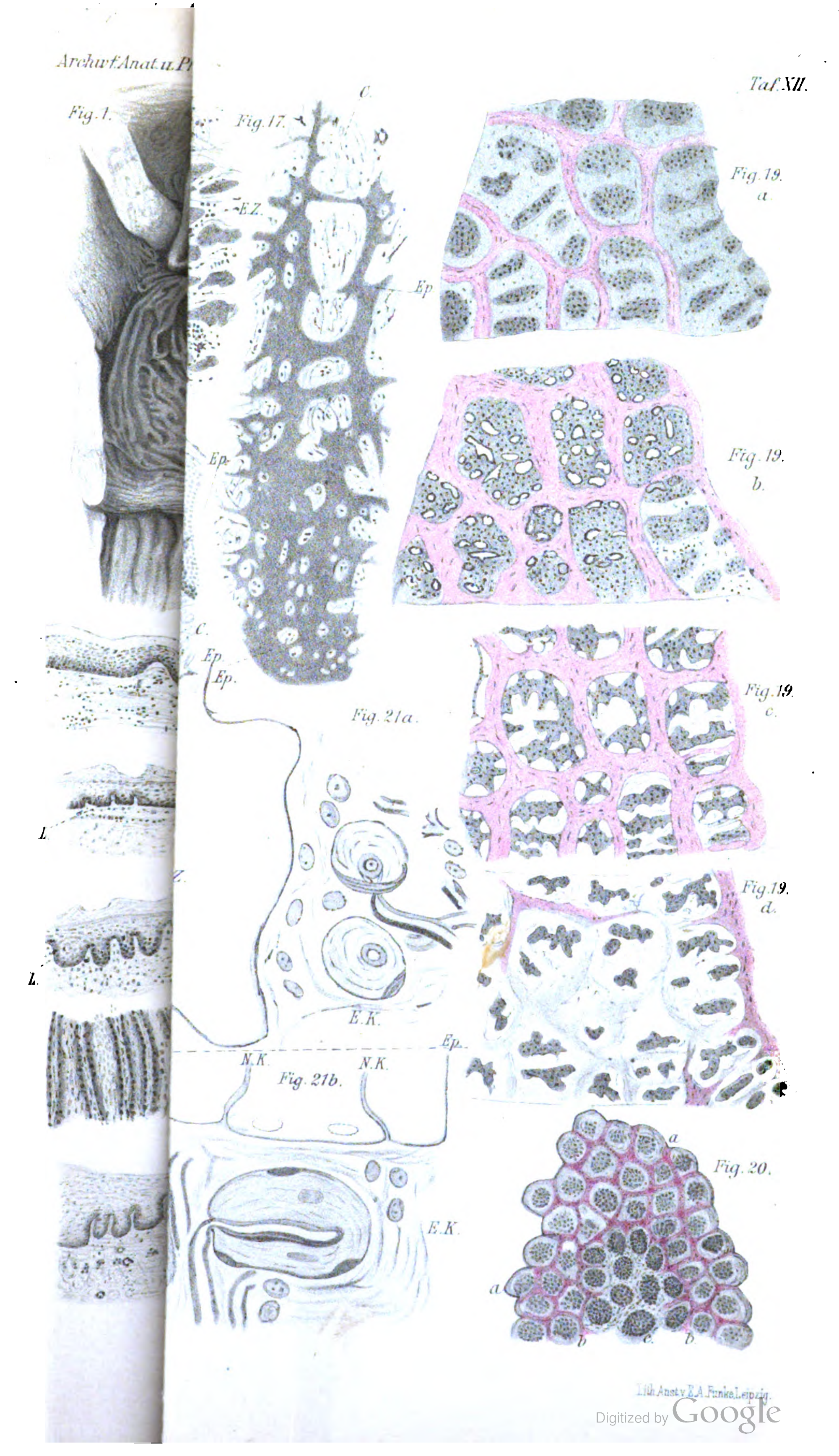
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

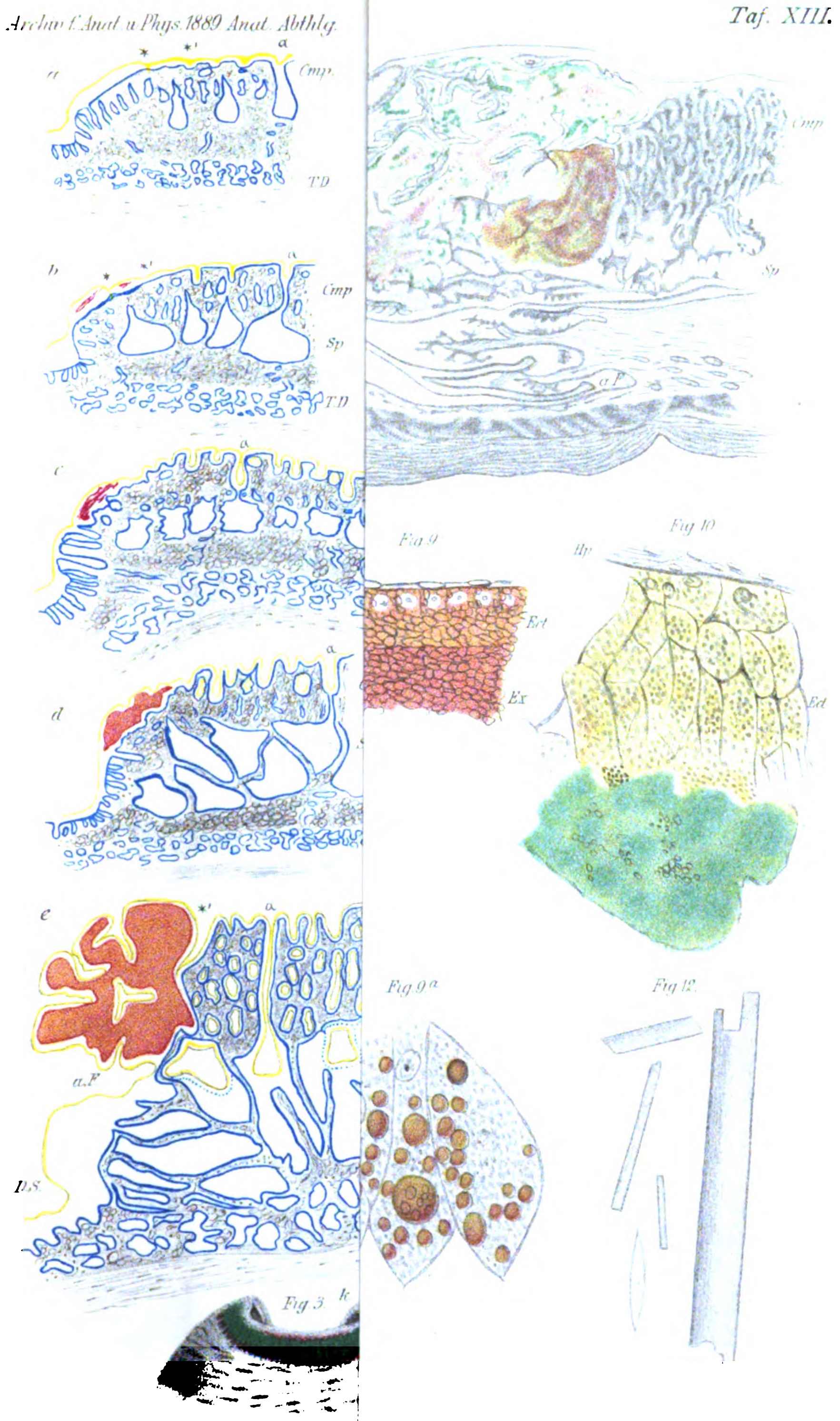
Digitized by Google



Lith Anst v. E. A. Funke, Leipzig.

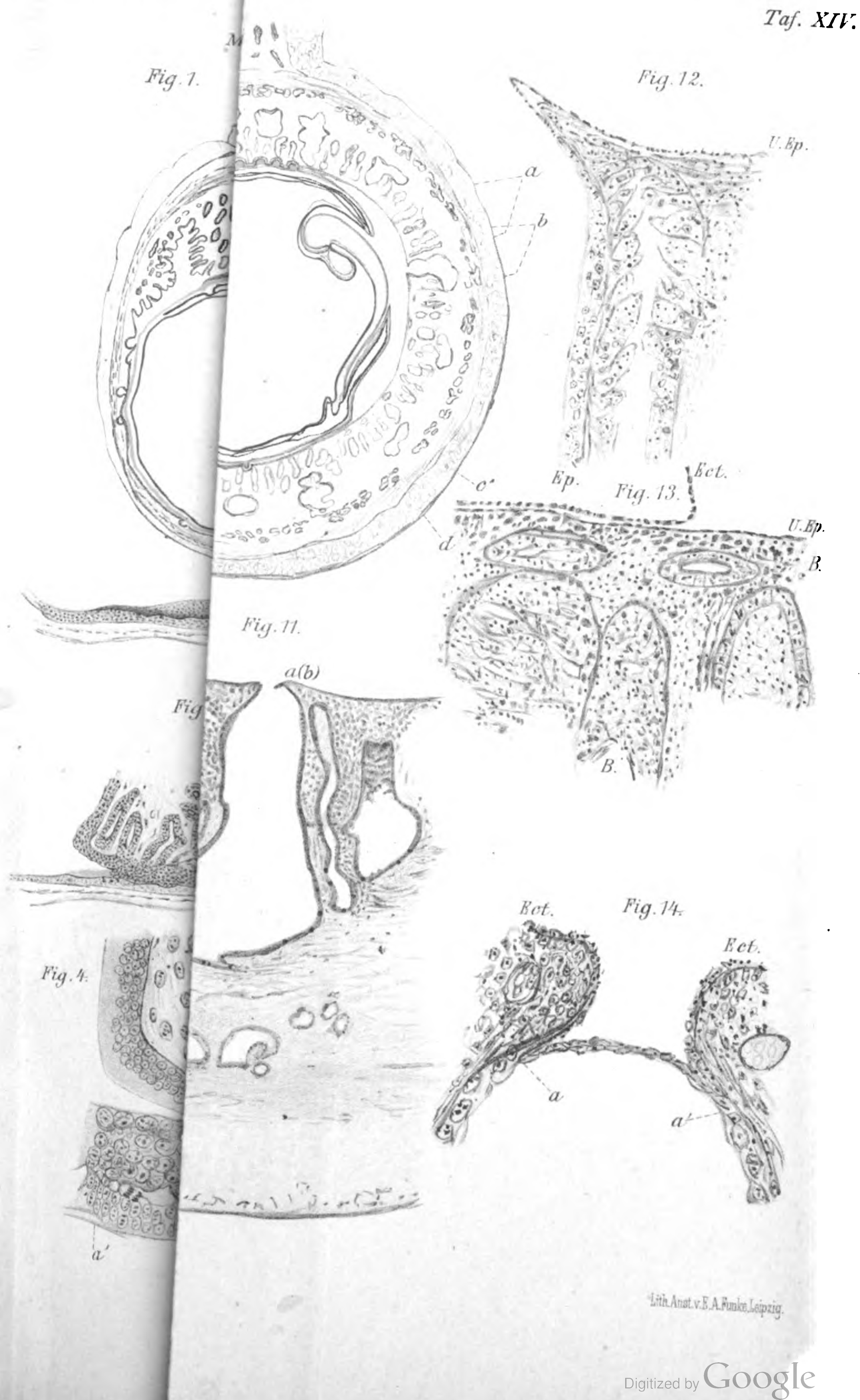
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

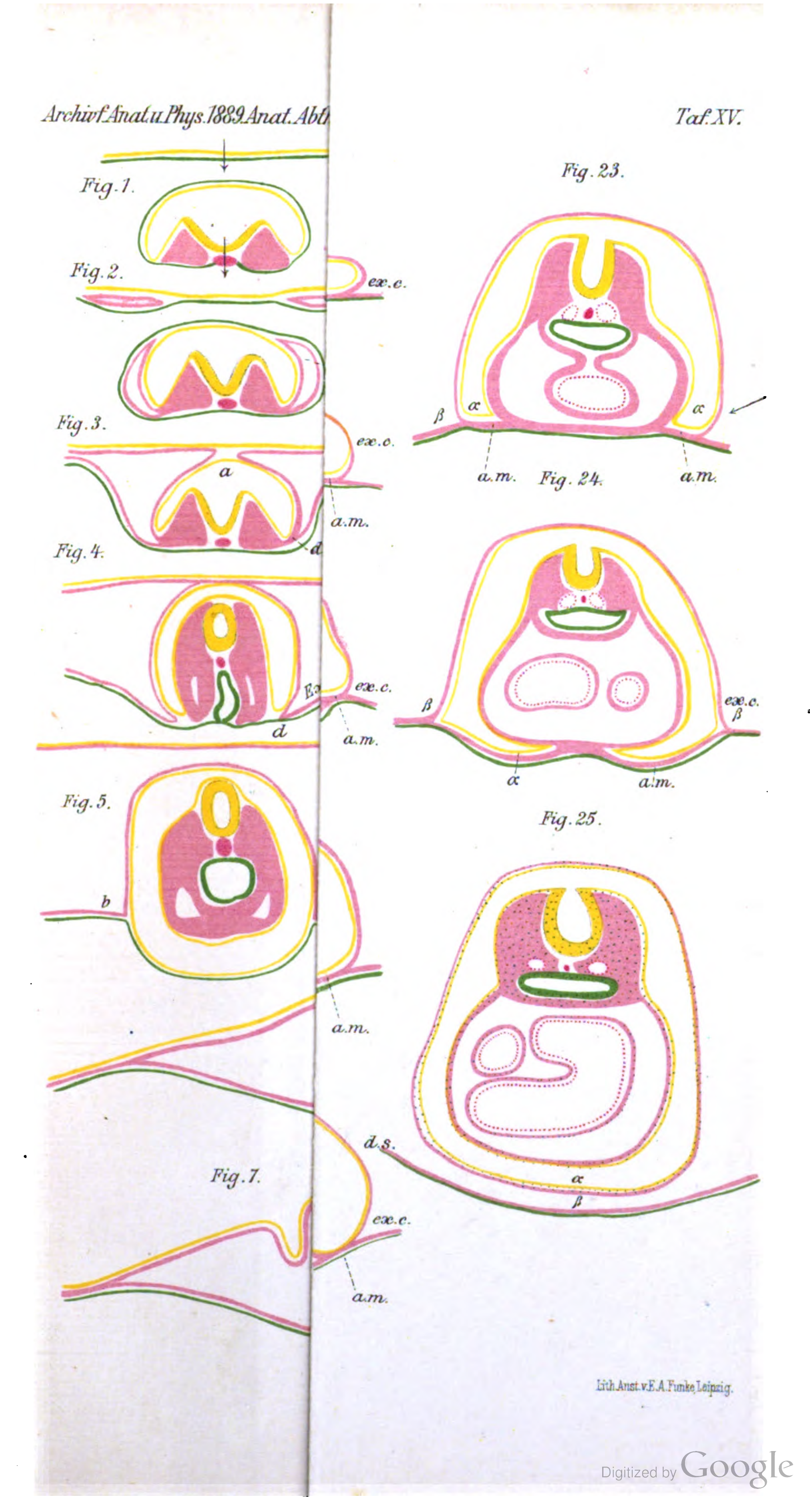
Digitized by Google



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google



Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 7.



Fig. 13.

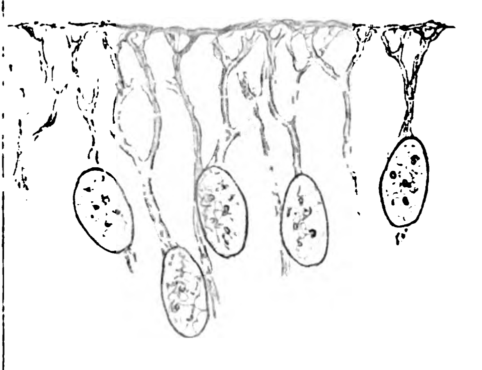
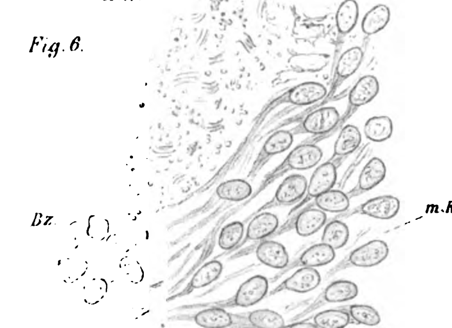


Fig. 10.



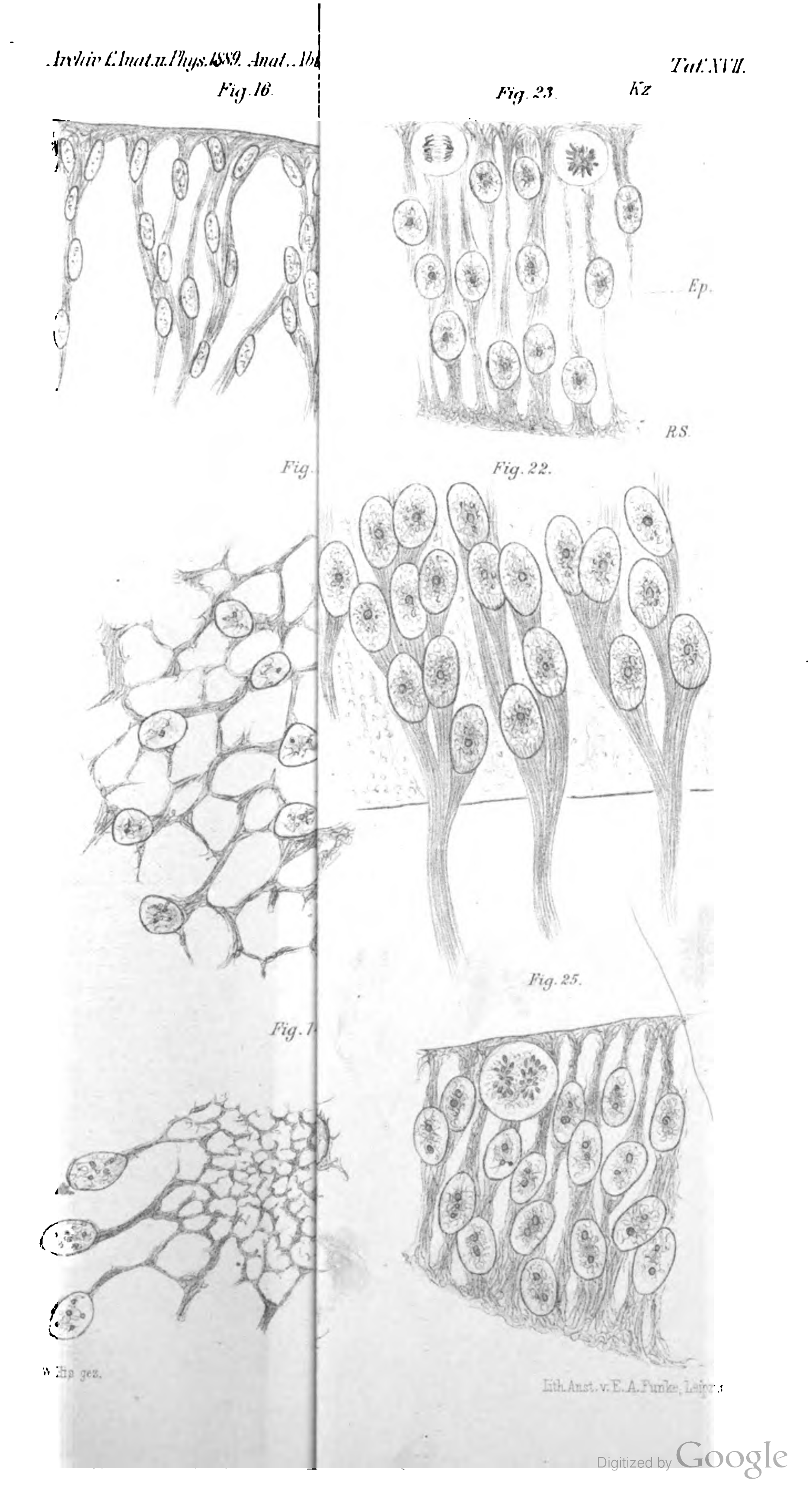
Fig. 4.

Fig. 6.



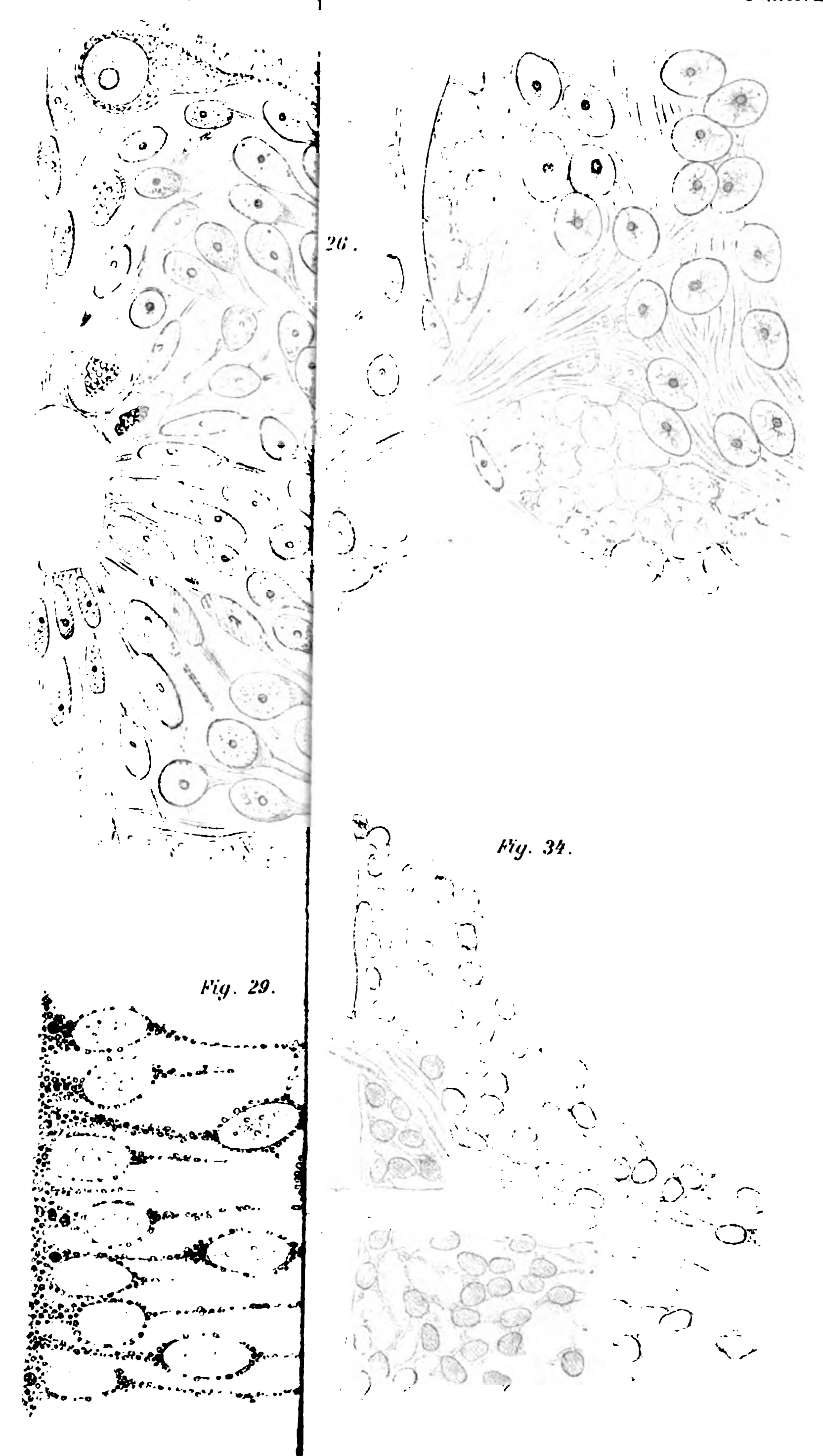
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

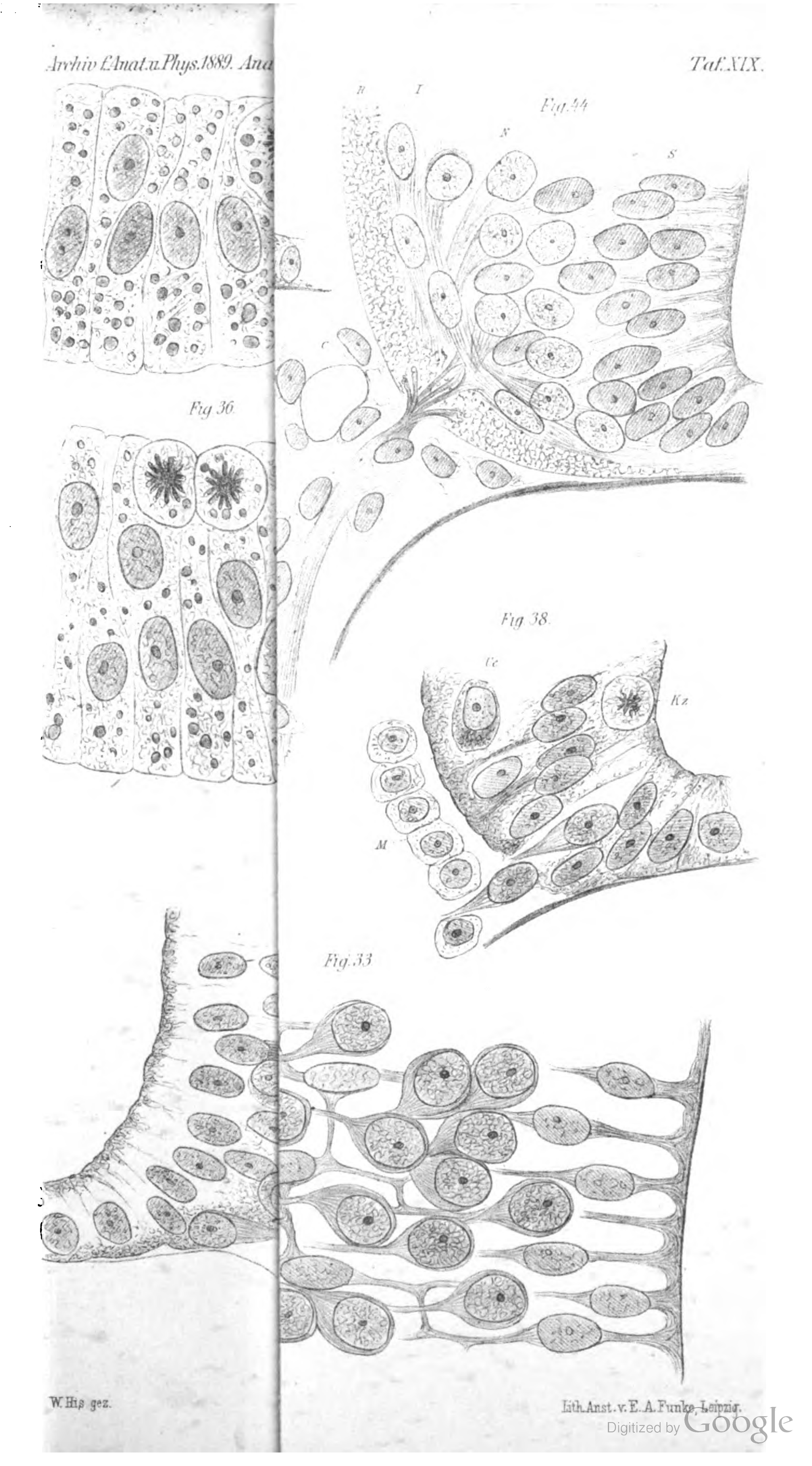


W. His del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Digitized by Google

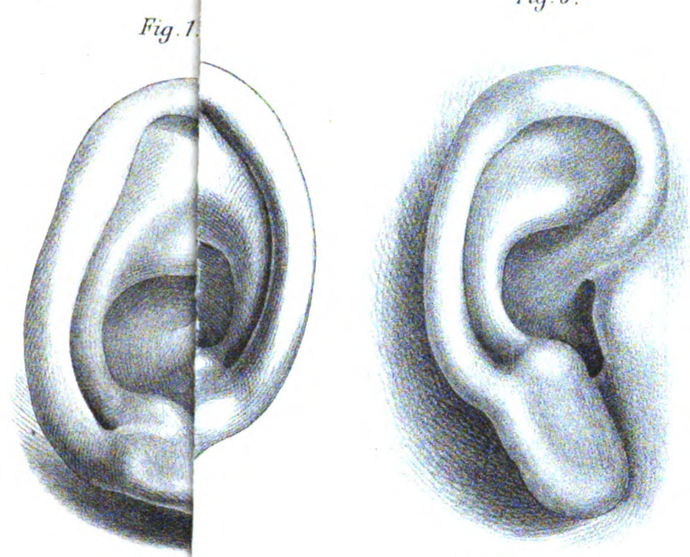
Digitized by Google

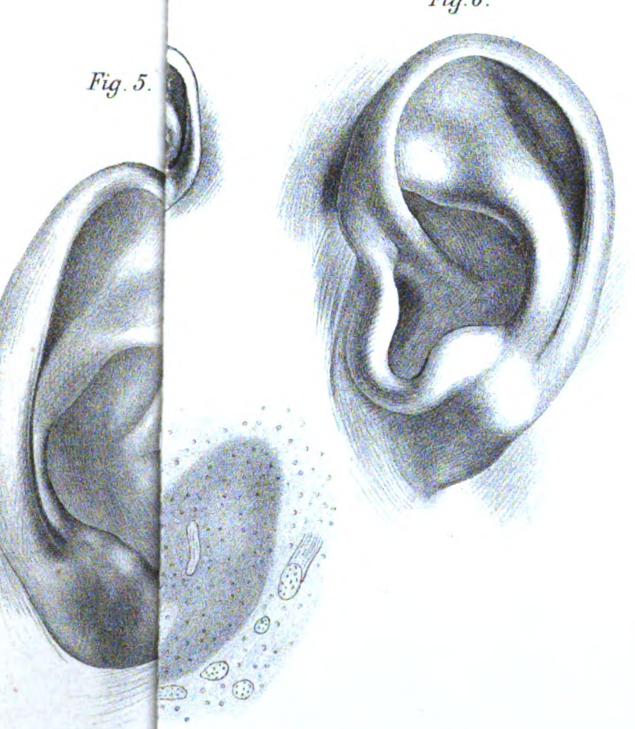


W. His gez.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Digitized by Google





Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

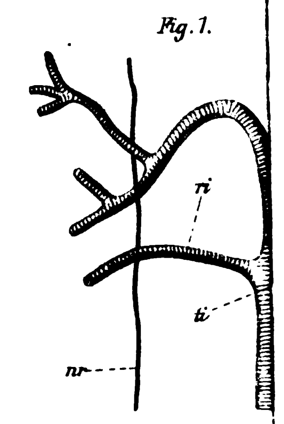


Fig. 4.

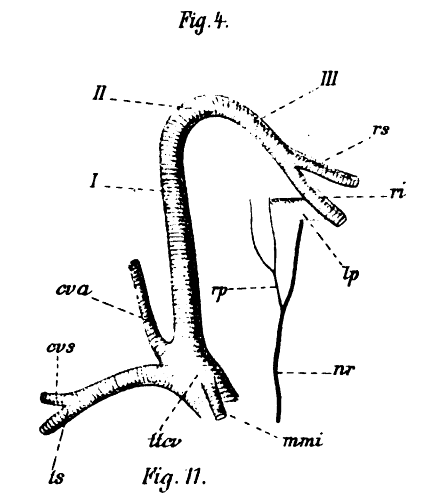


Fig. 5.

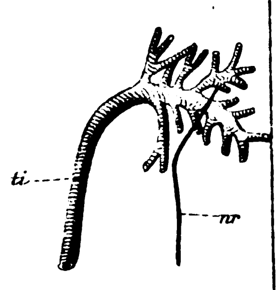


Fig. 11.

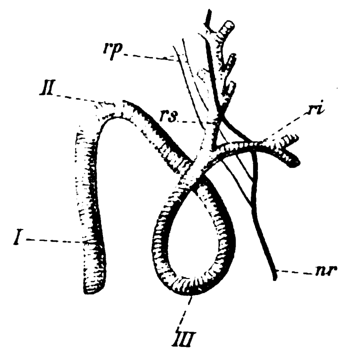


Fig. 12.

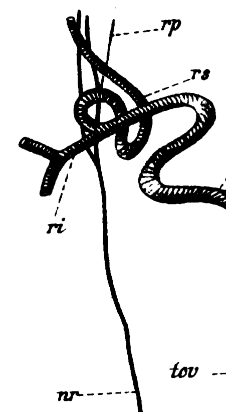
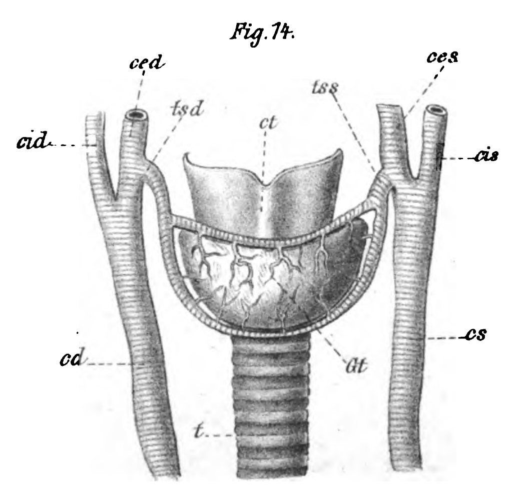


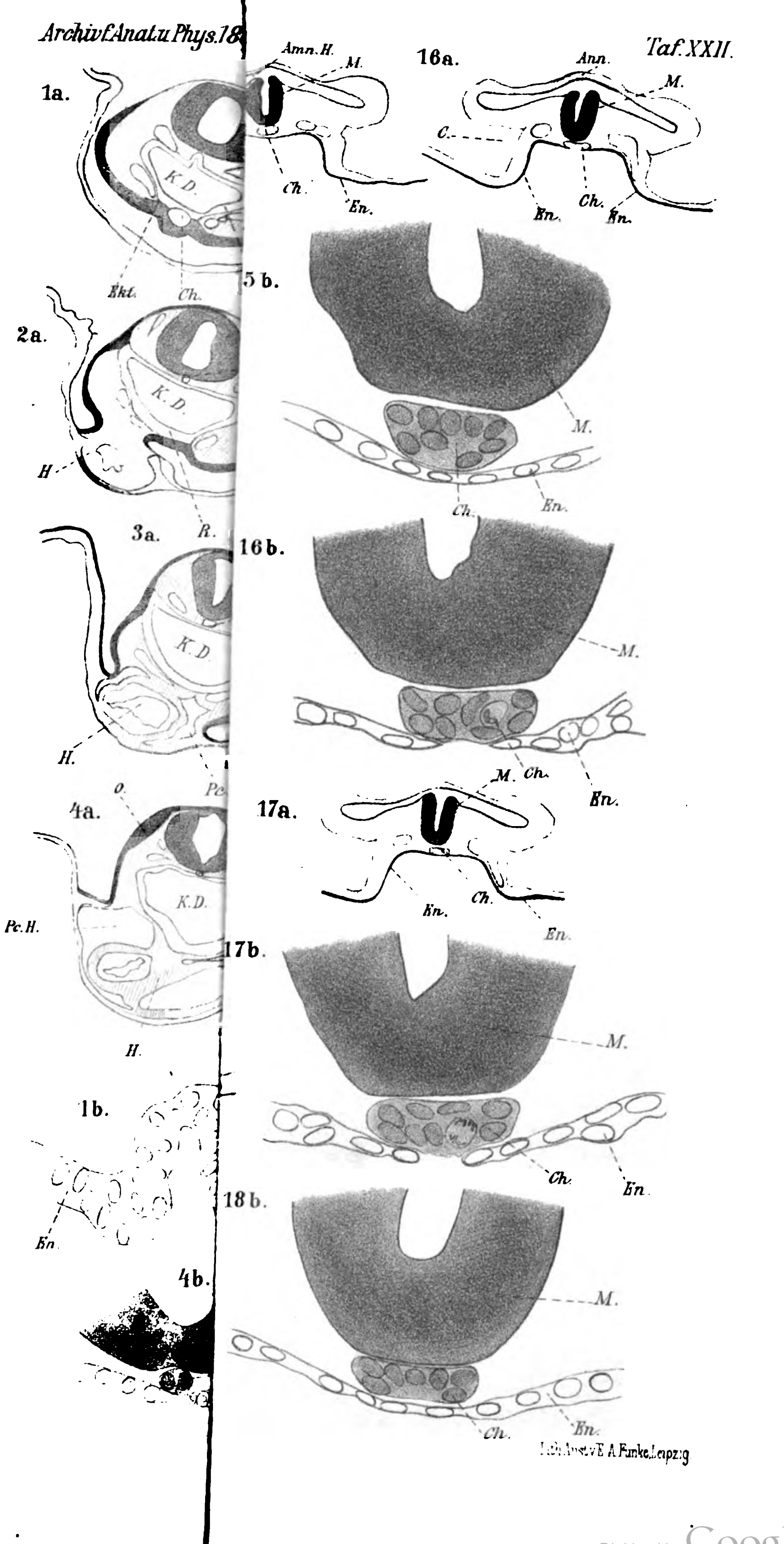
Fig. 14.



Lith Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

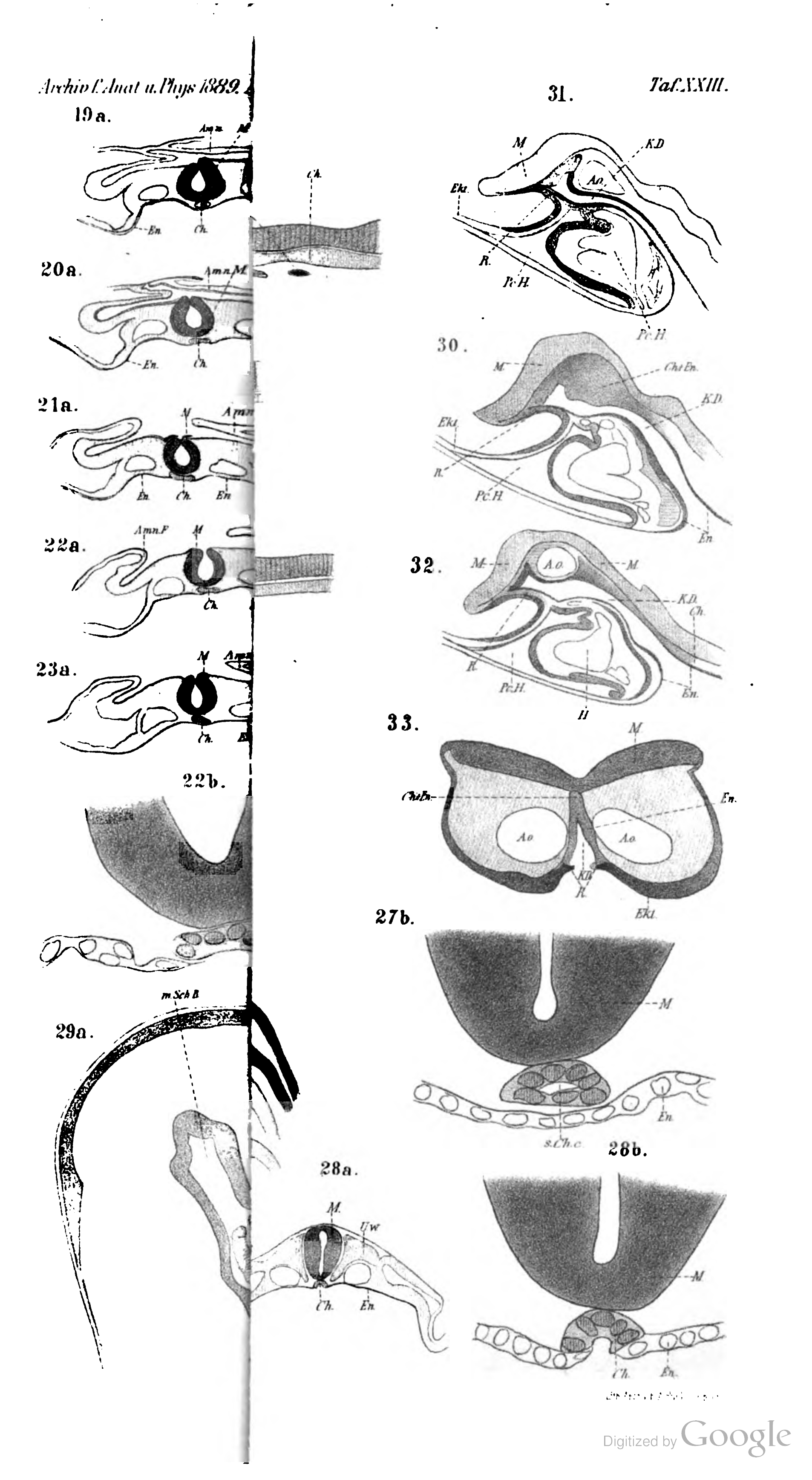
Digitized by Google

Digitized by Google



Lith.Anst.v.E.A.Funke,Leipzig

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

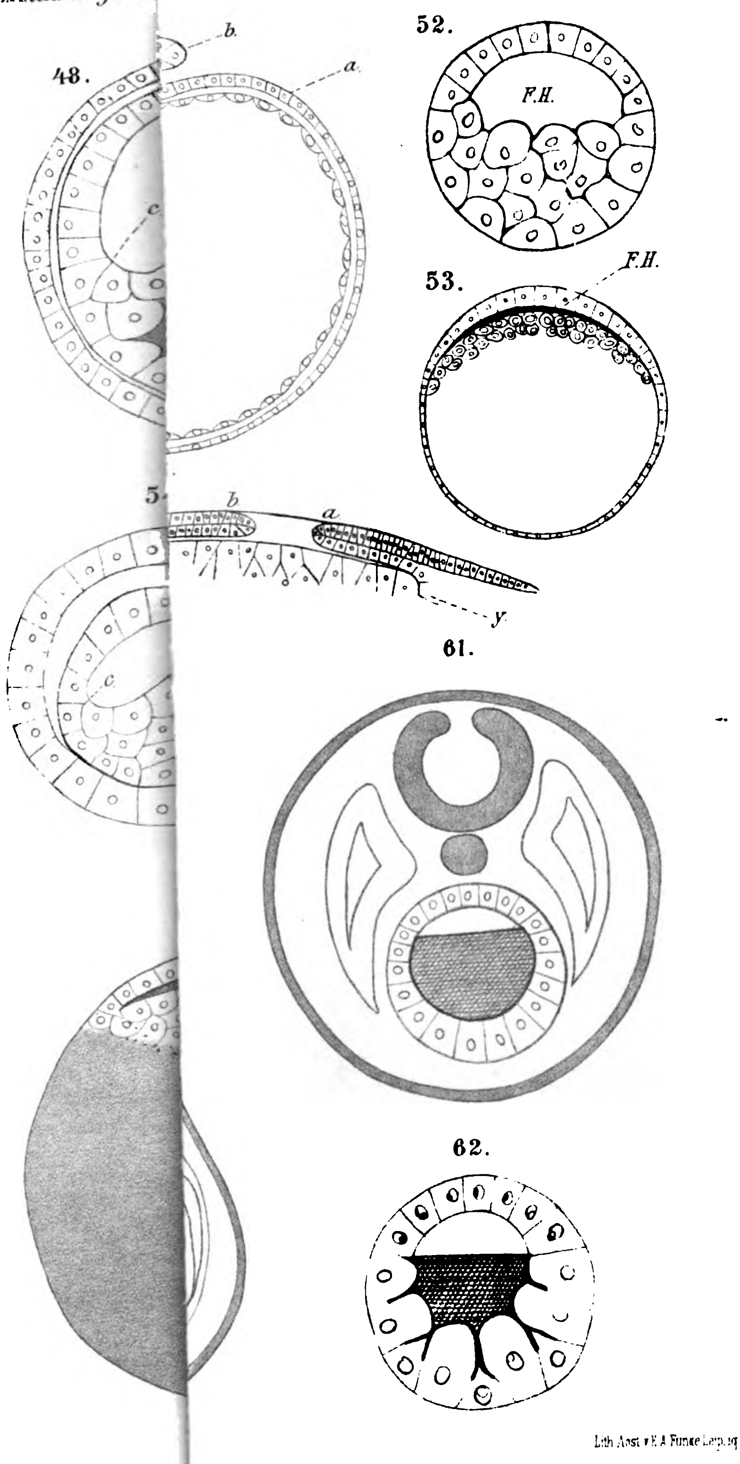
38. 42b. 39. 43. 44. 40a.

M. Ch. En. K.D. Inf. Hp. Chi. Ms. Ekt. a. V.o.m. Amn.H. H. Pc.H. m.Sch.R. v.H. B.P.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 3 bis.

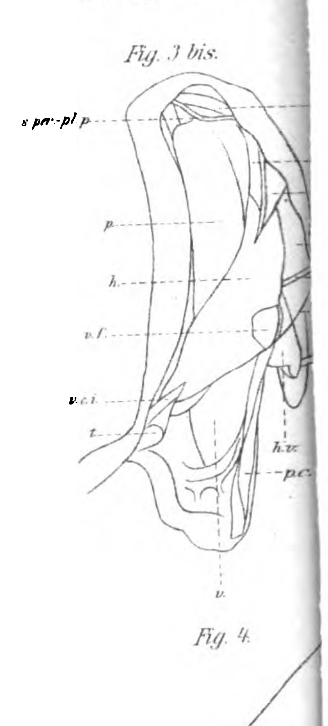


Fig. 4.

Fig. 5.

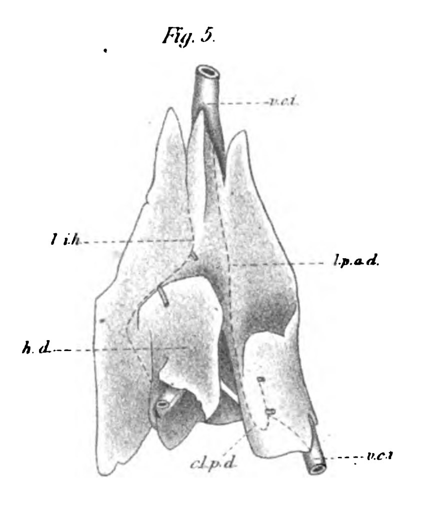
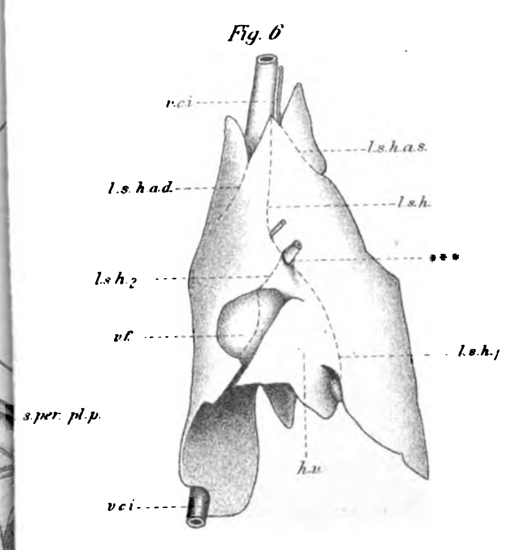


Fig. 6



Eduard Rey ... gez. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

7383
Mar. 8. 1889.

ARCHIV

FÜR

ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL u. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER, REICHERT u. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILH. HIS UND DR. WILH. BRAUNE,
PROFESSOREN DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,

UND

DR. EMIL DU BOIS-REYMOND,
PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT BERLIN.

JAHRGANG 1889.

ANATOMISCHE ABTHEILUNG.

ERSTES UND ZWEITES HEFT.

MIT ZWEI ABBILDUNGEN IM TEXT UND ACHT TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON VEIT & COMP.
1889.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen des In- und Auslandes.
(Ausgegeben am 30. Januar 1889.)

Digitized by Google

Inhalt.

Die Herren Mitarbeiter erhalten *vierzig* Separat-Abzüge ihrer Beiträge gratis.

Beiträge für die **anatomische Abtheilung** sind an

Professor Dr. **W. His** oder Professor Dr. **W. Braune**
in Leipzig,

Beiträge für die **physiologische Abtheilung** an

Professor Dr. **E. du Bois-Reymond**
in Berlin, N.W., Neue Wilhelmstrasse 15,

portofrei einzusenden. — **Zeichnungen** zu Tafeln oder zu Holzschnitten sind **auf vom Manuscript getrennten** Blättern beizulegen. Bestehen die Zeichnungen zu Tafeln aus einzelnen Abschnitten, so ist, **unter Berücksichtigung** der Formatverhältnisse des Archives, denselben eine **Zusammenstellung**, die dem Kupferstecher oder Lithographen als Vorlage dienen kann, beizufügen.

Digitized by Google

2
7383
July 20, 1889.

ARCHIV

FÜR

ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL U. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER, REICHERT U. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILH. HIS UND DR. WILH. BRAUNE,
PROFESSOREN DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,

UND

DR. EMIL DU BOIS-REYMOND,
PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT BERLIN.

JAHRGANG 1889.

ANATOMISCHE ABTHEILUNG.

DRITTES UND VIERTES HEFT.

MIT EINER ABBILDUNG IM TEXT UND ELF TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON VEIT & COMP.
1889.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen des In- und Auslandes.
(Ausgegeben am 16. Mai 1889.)

Digitized by Google

Inhalt.

Die Herren Mitarbeiter erhalten *vierzig* Separat-Abzüge ihrer Beiträge gratis.

Beiträge für die **anatomische Abtheilung** sind an

Professor Dr. **W. His** oder Professor Dr. **W. Braune**
in Leipzig,

Beiträge für die **physiologische Abtheilung** an

Professor Dr. **E. du Bois-Reymond**
in Berlin, N.W., Neue Wilhelmstrasse 15,

portofrei einzusenden. — **Zeichnungen** zu Tafeln oder zu Holzschnitten sind auf **vom Manuscript getrennten** Blättern beizulegen. Bestehen die Zeichnungen zu Tafeln aus einzelnen Abschnitten, so ist, **unter Berücksichtigung** der Formatverhältnisse des Archives, denselben eine **Zusammenstellung**, die dem Kupferstecher oder Lithographen als Vorlage dienen kann, beizufügen.

Digitized by Google

68,3

7383.
Dec. 5. 1889.

ARCHIV

FÜR

ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE.

FORTSETZUNG DES VON REIL, REIL u. AUTENRIETH, J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER, REICHERT u. DU BOIS-REYMOND HERAUSGEGEBENEN ARCHIVES.

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. WILH. HIS UND DR. WILH. BRAUNE,

PROFESSOREN DER ANATOMIE AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG,

UND

DR. EMIL DU BOIS-REYMOND,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT BERLIN.

JAHRGANG 1889.

ANATOMISCHE ABTHEILUNG.

FÜNFTES UND SECHSTES HEFT.

MIT VIER ABBILDUNGEN IM TEXT UND SIEBEN TAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON VEIT & COMP.

1889.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen des In- und Auslandes.

(Ausgegeben am 8. November 1889.)

Digitized by Google

Inhalt.

Die Herren Mitarbeiter erhalten *vierzig* Separat-Abzüge ihrer Beiträge gratis.

Beiträge für die **anatomische Abtheilung** sind an

Professor Dr. **W. His** oder Professor Dr. **W. Braune**
in Leipzig,

Beiträge für die **physiologische Abtheilung** an

Professor Dr. **E. du Bois-Reymond**
in Berlin, N.W., Neue Wilhelmstrasse 15,

portofrei einzusenden. — **Zeichnungen** zu Tafeln oder zu Holzschnitten sind auf **vom Manuscript getrennten** Blättern beizulegen. Bestehen die Zeichnungen zu Tafeln aus einzelnen Abschnitten, so ist, **unter Berücksichtigung** der Formatverhältnisse des Archives, denselben eine **Zusammenstellung**, die dem Kupferstecher oder Lithographen als Vorlage dienen kann, beizufügen.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Acme
Bookbinding Co., Inc.
300 Summer Street
Boston, Mass.

Digitized by Google

3 2044 093 344 521

Digitized by Google



Digitized by Google